



Armando Aranda Anzaldo

LA COMPLEJIDAD Y LA FORMA



SECCIÓN DE OBRAS DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA

LA COMPLEJIDAD Y LA FORMA

ARMANDO ARANDA ANZALDO

LA COMPLEJIDAD Y LA FORMA



FONDO DE CULTURA ECONÓMICA
MÉXICO

A MANERA DE PRÓLOGO

ESTE LIBRO TRATA de la embriología sin ser un libro de embriología, valga la paradoja. Es, en sí mismo, una especie de embrión en desarrollo y, a diferencia de otros textos, no pretende ser una introducción a una disciplina científica en particular. Esta obra nace de mi fascinación por las formas, y aspira a mostrar el boceto de un proceso morfológico: la crónica de una forma en formación; la forma de una nueva ciencia aún innombrada pero a punto de conseguirlo. Una nueva ciencia de las cualidades en la cual los fenómenos naturales son comprendidos como entidades globales, complejas, orgánicas, que poseen propiedades integrales irreducibles a magnitudes discretas y cuantificables.

Este libro tiene la desvergonzada pretensión de ser una introducción a la ciencia del futuro, la ciencia que todavía no ha nacido formalmente; la ciencia de las formas que está en formación. Pero quizá este pretencioso salto hacia el futuro no es más que una alucinación y, en realidad, sólo constituye un retorno por la ruta del tiempo circular que tanto fascinó a Jorge Luis Borges. Un retorno para encontrar al fundador de todas las ciencias; aquel que supo combinar, por vez primera, el pensamiento especulativo con la información obtenida de la observación directa de los hechos. Un reencuentro con el organismo, el propósito y el significado. Un retorno a Aristóteles, un reencuentro con el metafísico, el dialéctico, el físico, el biólogo, el político, el moralista; con el fundador de aquella legendaria escuela peripatética, en la cual el maestro y los alumnos aprendían y comprendían por medio del diálogo desarrollado durante largas caminatas sin rumbo; caminatas parecidas al desplazamiento del pensamiento en el tiempo, el "tiempo infiel" de los poetas griegos, ámbito natural de la ilusión de la vida.

De alguna manera, este librito es una exploración de la vida, aunque, de antemano, no queda claro si es el autor o el lector el maestro.

Agradezco a José Luis Acosta la entusiasta lectura de este texto en su etapa embrionaria, que permitió detectar a tiempo ciertos errores.

Linneo y Cuvier eran mis “dioses”, aunque cada uno de manera distinta, pero resultaron unos simples escolapios en comparación al viejo Aristóteles.

CHARLES DARWIN

I. DESARROLLO Y DIFERENCIACIÓN

DESARROLLO Y DIFERENCIACIÓN; LA SITUACIÓN ACTUAL

LA BIOLOGÍA DEL DESARROLLO se interesa por estudiar los cambios morfológicos, fisiológicos y bioquímicos que tienen lugar durante la vida de todos los organismos, ya sean éstos multicelulares o unicelulares. En años recientes, la combinación de las técnicas clásicas de la embriología experimental con las modernas técnicas derivadas de la bioquímica y la biología molecular ha permitido un avance espectacular del conocimiento sobre el proceso de desarrollo embrionario (embriogénesis). Un aspecto central del desarrollo está dado por el proceso de "diferenciación", por medio del cual una célula (o grupo de células) sufre una serie de transformaciones ultraestructurales y metabólicas que la distinguen, en términos funcionales, de las otras células presentes en el organismo en desarrollo. En todos los organismos multicelulares las células del individuo adulto descienden de una sola célula: el óvulo fertilizado o cigoto.

En el ser humano existen aproximadamente doscientos diferentes tipos de células. El estudio de los cambios estructurales y metabólicos presentes en la formación de estos tipos celulares ha conducido a comprender ciertos aspectos del proceso de desarrollo. Sin embargo, el desarrollo es más complejo que el proceso de diferenciación celular ya que involucra los procesos de división celular (que da origen a millones de células), de movimiento celular (varias etapas del desarrollo requieren del movimiento coordinado de grupos de células hacia nuevas ubicaciones) y los de establecimiento de patrones morfológicos (en los cuales grupos de células establecen, mantienen y refinan sus relaciones espaciales).

La doctrina dominante en la actualidad establece que las instrucciones para el proceso de desarrollo están contenidas en el material genético, constituido por el ácido desoxirribonucleico (DNA, por sus siglas en inglés), presente en el cigoto. El proceso de activación de estas instrucciones equivale a la expresión de los genes presentes en el DNA. Las moléculas de azúcar (desoxirribosa) y fosfato presentes en esta macromolécula forman cadenas lineales que se entrelazan formando la famosa estructura de la doble hélice (Fig. III.5). Las dos cadenas espirales de la doble hélice están conectadas entre sí a nivel de todos sus enlaces azúcar-fosfato por medio de cuatro bases nitrogenadas, las cuales se asocian por medio de enlaces conocidos como puentes de hidrógeno, estas uniones

constituyen el equivalente de peldaños de una escalera helicoidal. La secuencia de bases nitrogenadas, presente en ambas cadenas de la doble hélice, es complementaria y antiparalela, y es prácticamente ilimitado el número de combinaciones posibles en cuanto a la secuencia lineal de las bases presentes en cada cadena de la doble hélice. Ésta puede separarse a nivel de los escalones formados por los puentes de hidrógeno, de modo que las cadenas de nucleótidos sirven como templados o plantillas para la síntesis de nuevas cadenas nucleotídicas con una secuencia de bases complementaria a la secuencia presente en la cadena madre original. Cada nucleótido contiene una base nitrogenada, una molécula de azúcar y un grupo fosfato. De esta manera, se establece el mecanismo para la fiel transmisión de la información genética, representada por la secuencia particular de nucleótidos que integra el código genético, en el cual tripletas de nucleótidos (grupos de tres nucleótidos) especifican cada uno de los veinte aminoácidos que constituyen los elementos básicos que se unen para formar las proteínas, que son las moléculas estructurales y funcionales más importantes en los seres vivos.

Cada etapa del desarrollo embrionario está caracterizada por una serie de sucesos celulares. Algunas de estas etapas son comunes a todos los organismos multicelulares, pero otras son peculiares a un tipo o grupo de organismos.

El desarrollo animal presenta tres etapas principales:

- 1) Segmentación. El cigoto sufre una rápida serie de divisiones celulares sin que ocurra ningún cambio en las dimensiones y volumen del embrión primitivo.
- 2) Gastrulación. Involucra una serie de movimientos celulares coordinados que regulan la formación de una estructura constituida por tres capas de tejidos primitivos que rodean a una rudimentaria cavidad intestinal.
- 3) Organogénesis. Las células se diferencian y establecen patrones estructurales que dan origen a los tejidos y órganos del embrión.

Los hechos característicos de cada una de estas etapas, desde el punto de vista temporal, se superponen y encadenan.

FERTILIZACIÓN Y SEGMENTACIÓN

La fertilización es el resultado de la fusión de las células germinales (gametos o gametas) masculina y femenina, representadas por el espermatozoide y el óvulo, para formar el cigoto. A continuación, se activa el proceso de desarrollo y el cigoto comienza una rápida serie de divisiones celulares conocida como fase de segmentación. Este proceso ha sido

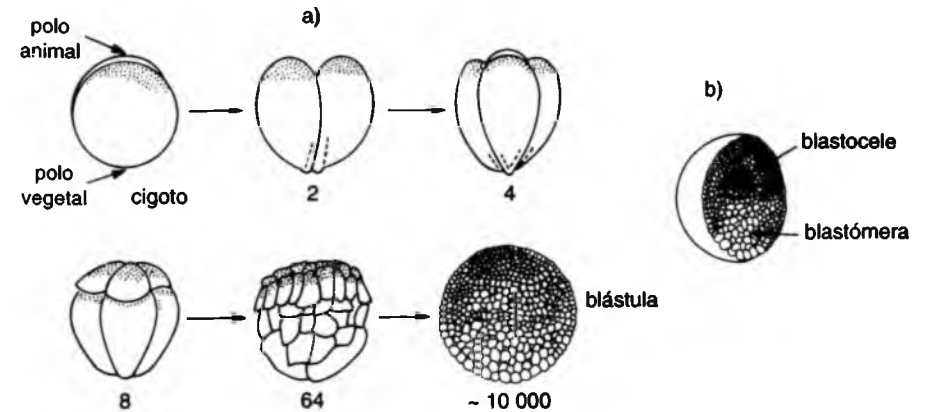


FIGURA I.1 a) Segmentación primaria del óvulo fertilizado o cigoto de *X. laevis*, proceso que conduce a la formación de la blástula. Los números indican el número de células (blastómeras) en cada estadio de la segmentación. b) Corte sagital de la blástula para mostrar la presencia de blastómeras y la cavidad denominada blastocele.

muy estudiado en los anfibios como el sapo *Xenopus laevis* (Fig. I.1). Los materiales y la energía para este proceso derivan del vitelo, o yema del cigoto, que contiene importantes cantidades de proteínas, ácido ribonucleico (RNA, por sus siglas en inglés) y lípidos. Por lo tanto, la síntesis de DNA representa el único proceso biosintético importante durante esta etapa, en tanto la rápida serie de divisiones celulares es consecuencia de la presencia de múltiples sitios para la replicación (síntesis) del DNA.

En el sapo, las primeras tres divisiones del cigoto ocurren a lo largo de ejes perpendiculares, lo que ocasiona la formación de ocho células y la producción de cierta asimetría. Las cuatro células ubicadas en la parte inferior del embrión, llamada polo vegetal, contienen más vitelo y son más grandes que las cuatro células ubicadas en la mitad superior que corresponde al polo animal. La segmentación se prolonga por varios ciclos. En un principio, las divisiones celulares ocurren en forma sincrónica (todas las células se dividen al mismo tiempo), pero aproximadamente después de doce ciclos se pierde esta sincronía. Las células formadas durante este proceso se llaman blastómeras o blastómeros. En el centro del embrión aumenta el espacio entre las células lo que da origen a una cavidad llena de líquido llamada blastocele. La acumulación de líquido en esta cavidad es el resultado de la acción de una bomba metabólica de sodio que transporta activamente iones de sodio hacia el in-

terior del espacio extracelular, lo cual produce una diferencia de presión osmótica que permite que el agua de origen intracelular llene esta cavidad. En esta etapa las células ya pueden establecer comunicaciones intercelulares por medio de las uniones intersticiales (*gap junctions*), que permiten el movimiento y circulación de pequeñas moléculas, ya sean nutrientes o señales celulares, entre las células. Así, al final de la etapa de segmentación, el embrión es una esfera celular hueca: la blástula.

La división del embrión en capas germinales

En el estado de blástula, las células están prácticamente indiferenciadas pero durante la etapa siguiente, la gastrulación, las células comienzan a diferenciarse. El evento más significativo de la gastrulación consiste en una serie coordinada de migraciones celulares cuyo resultado es la división del embrión en capas germinales. Este proceso se inicia en la región del polo vegetal de la blástula, cuando algunas células cambian de forma al ensanchar sus superficies orientadas hacia el interior de la blástula. Esto provoca que una capa más externa de células epiteliales sea plegada hacia el interior. Posteriormente, las células se pegan a la superficie interior de la blástula y comienzan a migrar jalando a las células que se encuentran por detrás. Las células migran a través de una abertura similar a un cuello de botella. La cara interna del blastoceles es gradualmente cubierta por células migratorias hasta que el blastocel desaparece dejando su lugar a una nueva cavidad que más tarde dará origen al tubo digestivo. El área entre la nueva cavidad y la superficie externa del embrión tiene un grosor de varios diámetros celulares y, en forma gradual, se diferencia en tres capas germinales primarias (Fig. I.2): el endodermo (capa interna), el mesodermo (capa intermedia) y el ectodermo (capa externa).

El endodermo da origen al tubo digestivo, el mesodermo a los varios tejidos de soporte (esqueleto, músculos, tendones y tejido conectivo), así como a la sangre y a los órganos del sistema urogenital. Del ectodermo surge la piel y el sistema nervioso. El resto del interior del embrión es llenado por células residuales del vitelo que forman el llamado tapón vitelino. Los cambios en la forma, adherencia y movimiento celular, en conjunto con los cambios metabólicos que tienen lugar durante la diferenciación celular, son responsables del proceso de morfogénesis por medio del cual se establece la forma y contorno del embrión.

La morfogénesis se inicia durante la gastrulación y continúa en las etapas subsecuentes. Los cambios en la forma celular obligan a una reorganización del citoesqueleto. Una variedad de señales desencade-

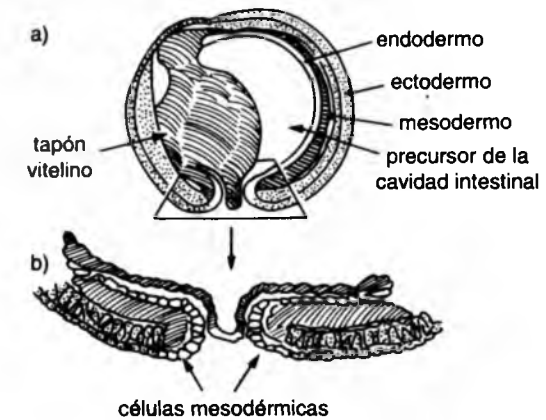


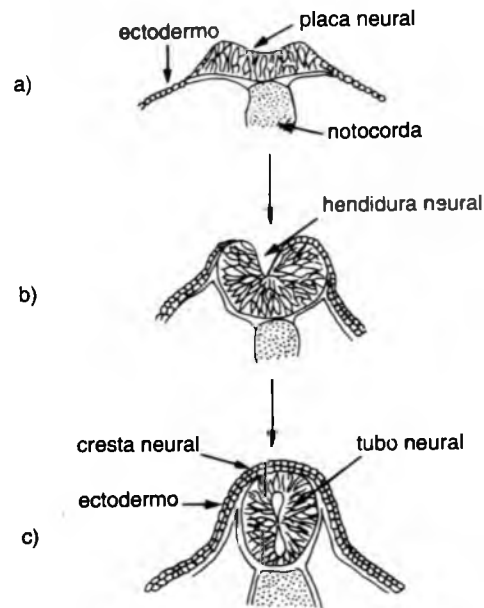
FIGURA I.2 Formación de la gástrula en *X. laevis*. a) Formación de las tres capas o tejidos germinales: endodermo, ectodermo y mesodermo. b) Detalle que muestra la migración de células mesodérmicas hacia el interior de la cavidad a través de la muesca blastoporal o blastoporo.

nan estos cambios durante el desarrollo: componentes de la matriz extracelular interaccionan con receptores presentes en las membranas celulares responsables de activar cascadas de enzimas intracelulares (como las llamadas cinasas de proteínas, que modifican a ciertas proteínas al añadirles grupos fosfato), que están implicadas en el control de la dinámica del citoesqueleto. Las células que realizan movimientos coordinados por lo regular están asociadas a las uniones adherentes, ejemplificadas por los desmosomas. Estas uniones permiten la unión física y el paso de señales moleculares entre las células. Los desmosomas en cinturón se asocian con filamentos de la proteína actina, por lo cual pueden desencadenar movimientos contráctiles. Los desmosomas puntuales se asocian con los filamentos intermedios, que corresponden a los elementos más rígidos del citoesqueleto, el cual sufre una constante reorganización durante los movimientos celulares y los cambios en la forma celular.

La especificación de los patrones de órganos y tejidos

Las tres capas germinales, que resultan de la gastrulación, dan origen a los órganos y tejidos del organismo en desarrollo (organogénesis). Por lo general, en el individuo adulto cualquier área de un órgano en particular está formada por células que se originaron a partir de más de una de las capas germinales. Por ejemplo, un fragmento de intestino consta de

FIGURA I.3 Inducción del tubo neural en *X. laevis*. a) El proceso se inicia con el enrrollamiento de la placa neural bajo la acción de la notocorda subyacente. b) Esto conduce a la formación de la hendidura neural. c) Cuando se forma el tubo neural la cresta neural se cierra por encima del mismo.



epitelio (endodérmico), vasos sanguíneos, músculo liso, tejido conectivo (mesodérmicos), y nervios (ectodérmicos). Esto implica que células con diferentes historias, desde el punto de vista del desarrollo, pueden migrar hacia ubicaciones adyacentes donde pueden interactuar y diferenciarse para producir patrones celulares específicos. Dichas interacciones constituyen ejemplos de la "inducción embrionaria". Un importante caso de inducción embrionaria ocurre poco después de la gastrulación y consiste en la interacción entre tejido mesodérmico y tejido endodérmico para iniciar la formación del sistema nervioso. Un grupo especializado de células mesodérmicas, conocidas como la notocorda, interactúan con células ectodérmicas adyacentes que se encuentran por encima de ellas. Las células ectodérmicas se elongan, ensanchan y enrollan para formar el tubo neural. Este tubo crece y se diferencia para formar los tejidos neurales que van a componer el sistema nervioso central (Fig. I.3). Cuando el tubo se cierra, algunas células se desprenden y forman una capa entre el tubo y el ectodermo que queda por encima del tubo. Esta capa constituye la llamada cresta neural de la cual nace casi la totalidad de las células que integran el sistema nervioso periférico.

En los vertebrados, la notocorda, junto con otras células mesodérmicas, da origen a la columna vertebral. En los cordados inferiores, carentes de vértebras, no ocurre este tipo de desarrollo y la notocorda perma-

nece como una estructura primitiva. La notocorda forma el eje central del embrión, dividiéndolo en costado derecho e izquierdo. Después de la formación del tubo neural, bloques de mesodermo, ubicados en ambos lados de la notocorda, comienzan a dividirse en segmentos denominados "somitas". Este proceso tiene lugar en secuencia, desde la cabeza hacia la cola o extremo posterior del embrión, y origina un patrón segmentado repetitivo característico del plan corporal de los vertebrados. Durante la formación de las somitas, el embrión se elonga como resultado de la división celular, la migración celular y las interacciones entre grupos de células.

Cada somita se diferencia y da origen a un segmento del organismo; estos segmentos constituyen los rudimentos de los tejidos y órganos característicos del futuro organismo adulto. El desarrollo hasta la formación de las somitas es muy similar en todos los vertebrados, pero después de esta etapa los diferentes grupos (peces, anfibios, pájaros, mamíferos, etc.), muestran modos de desarrollo divergentes. Algunos segmentos formarán a los órganos internos, mientras que otros generan los brotes de las extremidades que se transforman en brazos, alas o piernas. El fruto de este proceso es la formación de un embrión que corresponde al plan corporal del adulto en miniatura.

CRECIMIENTO Y DESARROLLO

Los procesos de diferenciación y morfogénesis continúan durante el desarrollo subsecuente. Esto trae como consecuencia el crecimiento de una forma en miniatura para producir un adulto, lo cual contempla múltiples divisiones celulares, aunque no todas las partes del embrión se dividen con la misma velocidad y frecuencia. Posteriormente, tienen lugar refinamientos de los patrones de organización celular. Esto ocasiona que el crecimiento del organismo se asocie al cambio continuo de características menores. Un ejemplo de lo anterior está dado por el hecho de que la cabeza del recién nacido es proporcionalmente mucho más grande que en el adulto.

Después del nacimiento tienen lugar cambios importantes como los que ocurren en los genitales y otros tejidos durante la maduración sexual. El desarrollo no termina con la etapa adulta, pues existe una necesidad continua de reemplazar y renovar células. Algunas células, como los glóbulos rojos, deben ser reemplazadas en forma regular. Sin embargo, otras células, como las que forman las fibras elongadas del lente del ojo en los vertebrados, perduran a lo largo de la vida del organismo. Los mecanismos de renovación celular son variados; algunas células son reem-

plazadas por la simple división de células ya diferenciadas, esto se acompaña de movimientos celulares limitados para sustituir a las células muertas y mantener la organización del tejido en particular. Este tipo de renovación es típico de las células endoteliales, como las del hígado, que tienen capacidad de regeneración, o de las células que se requieren para restañar los vasos sanguíneos después de una herida. Otros tipos de células son renovadas a partir de células precursoras (*stem cells*), las cuales permanecen indiferenciadas en el organismo adulto. Este tipo de células se divide para mantener una población de células precursoras indiferenciadas; sin embargo, bajo ciertas circunstancias, algunas de estas células proceden hacia una diferenciación terminal y, al mismo tiempo, pierden su capacidad para dividirse.

A pesar de que las células precursoras están indiferenciadas, se considera que la mayoría de estas células están predeterminadas, o sea, comprometidas a seguir en el futuro un patrón o camino específico de diferenciación. Dicho camino puede conducir hacia un tipo único de célula diferenciada, en tal caso las células primarias son consideradas como unipotenciales. Cuando el camino de diferenciación puede desembocar en varios tipos de células diferenciadas, se considera que la célula primaria es pluripotencial. Por ejemplo, algunas de las células que reemplazan los tejidos epidérmicos son de tipo unipotencial, mientras que las células de la médula ósea que reemplazan a las células sanguíneas son de tipo pluripotencial.

Organización y control del desarrollo

Por lo general es difícil utilizar mamíferos para estudiar los mecanismos de desarrollo, pues la mayor parte de este desarrollo ocurre dentro del útero. El estudio de las anomalías congénitas permite llegar a ciertas conclusiones con respecto al desarrollo normal; sin embargo, la mayoría de las aberraciones del desarrollo embrionario en mamíferos son incompatibles con la vida adulta. Por lo tanto, los estudios experimentales sobre el desarrollo se han concentrado en algunas especies modelo. Anfibios como el sapo *Xenopus laevis* tienen la ventaja de tener óvulos muy grandes que pueden ser manipulados con facilidad. También presentan membranas translúcidas que permiten observar múltiples estadios de desarrollo que ocurren en las larvas acuáticas. En la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster*, ha sido posible caracterizar un gran número de mutaciones genéticas que afectan el desarrollo embrionario. Esta mosca es un organismo relativamente simple y es capaz de tolerar importantes aberraciones en su desarrollo, lo que permite estudiar

embriones avanzados y organismos adultos que presentan importantes anomalías morfológicas. El nemátodo (lombriz) *Caenorhabditis elegans* ha despertado el interés de los estudiosos del desarrollo embrionario debido a que el desarrollo de este animal puede ser estudiado célula por célula. Esto ha permitido establecer el mapa completo del destino celular en este animal. Este conocimiento es muy útil ya que permite realizar experimentos para manipular en forma directa el desarrollo de este nemátodo, lo que hace posible detectar cualquier desviación del patrón normal de desarrollo celular. El ratón *Mus musculus* es el mamífero más utilizado en estudios del desarrollo debido a que tiene un periodo de gestación corto. Muchas de las técnicas actuales para lograr la fertilización artificial de embriones humanos, o para clonar los embriones de animales domésticos, fueron el resultado de experimentos realizados con ratones. En la actualidad la planta *Arabidopsis thaliana*, mastuerzo que crece en los muros, se ha convertido en el modelo más utilizado para los estudios de desarrollo en plantas, debido a que su genoma es pequeño en comparación al de otras plantas y también porque esta planta puede crecer en interiores en unas cuantas semanas.

Expresión de genes y diferenciación

El cigoto es una célula totipotencial pero en la medida en que avanza el desarrollo se producen células individuales con capacidad para diferenciarse en una variedad cada vez más limitada de tipos celulares. Los cambios celulares y bioquímicos que acompañan esta pérdida secuencial de potencial diferenciador han sido estudiados para tratar de comprender el fenómeno de diferenciación. Existe amplia evidencia experimental de que, en principio, todas las células somáticas de un organismo multicelular son totipotenciales ya que el núcleo de estas células contiene un conjunto completo de instrucciones que constituyen el genoma del organismo. Los experimentos clásicos de John B. Gurdon demostraron lo anterior. En estos experimentos se procedió a destruir, por medio de irradiación ultravioleta, el núcleo de un óvulo no fertilizado del sapo *X. laevis*. Posteriormente el núcleo inactivo fue reemplazado con un núcleo procedente de una célula intestinal completamente diferenciada. El núcleo trasplantado permitió que el óvulo reconstituido se desarrollara, lo que dio lugar a un renacuajo y más tarde a un sapo adulto. Este tipo de experimento demostró que el genoma completo de un organismo está presente en el núcleo celular y que el establecimiento progresivo de una actividad genética variable es el mecanismo básico de la diferenciación y especialización celular (Fig. I.4). Por lo tanto, la mayoría de las célu-

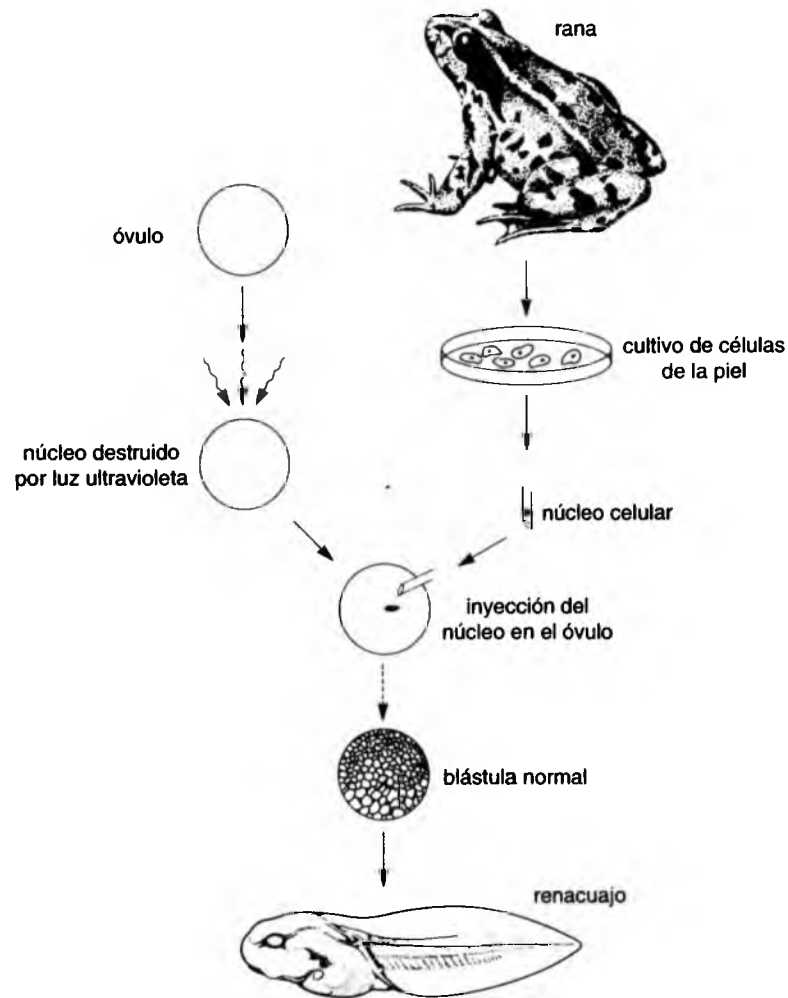


FIGURA I.4 Trasplante nuclear. El núcleo de una célula completamente diferenciada de la piel de una rana es introducido en un óvulo sin fertilizar al cual se le destruyó su propio núcleo con radiación ultravioleta. La línea punteada indica que el genoma trasplantado requiere algún tiempo para adaptarse al citoplasma embrionario, por lo cual se requiere tomar un núcleo del nuevo embrión en desarrollo para introducirlo en otro óvulo enucleado. A partir de esta segunda transferencia se produce una blástula que da origen a un renacuajo normal.

las conservan la información que les confiere una capacidad totipotencial de desarrollo; sin embargo, mecanismos regulatorios reprimen y controlan gradualmente la expresión de esta información durante el proceso de diferenciación.

La expresión de los genes es un proceso complejo que abarca múltiples pasos que incluyen la transcripción, que consiste en la síntesis de una cadena de RNA cuya secuencia de nucleótidos es complementaria a la secuencia de nucleótidos presente en la cadena de DNA que sirve como templado o plantilla para este proceso de transcripción; el procesamiento o edición del RNA sintetizado para transformarlo en RNA mensajero; el transporte de este RNA hacia el citoplasma; la selección del RNA mensajero que será traducido en proteína, y la degradación subsecuente de este RNA mensajero. El control del proceso de diferenciación celular puede ocurrir en cualesquiera de estos pasos.

Las células contienen un gran número de proteínas diferentes, cada una de estas proteínas está codificada por un gen en particular, salvo ciertas excepciones. Una célula típica produce alrededor de 1 000 tipos de proteínas diferentes. Cuando se comparan las proteínas presentes en diferentes tipos de células, se observa que cada tipo de célula produce una gran cantidad de un número reducido de proteínas conocidas como proteínas de lujo que son características de cada tipo de célula en particular. Por ejemplo, la actina y miosina son proteínas prevalentes en las células musculares. Las proteínas de lujo son características de un tipo de célula, aunque también pueden estar presentes en otros tipos de células pero en cantidades muy reducidas. Por otra parte, todas las células de un organismo contienen varias proteínas en común, estas se denominan proteínas de mantenimiento (*housekeeping proteins*), las cuales incluyen múltiples enzimas que participan en las vías metabólicas principales o forman parte de las estructuras comunes a todas las células.

Varios experimentos sugieren que en las células diferenciadas se expresa un gran número de genes que son transcritos para producir precursores de RNA mensajero. Sin embargo, sólo una pequeña proporción de estos mensajeros (quizá menos del 5%) son eventualmente traducidos en proteína en un momento dado. Lo anterior demuestra la importancia, en términos cualitativos, del control de la expresión genética a nivel postranscripcional. Sin embargo, en términos cuantitativos, cuando se requieren grandes cantidades de unos cuantos tipos de proteínas de lujo, propias de un tipo de célula diferenciada, el control más importante de la expresión genética es a nivel de transcripción.

DETERMINACIÓN Y DIFERENCIACIÓN

Las células primarias quedan predeterminadas aunque no manifiestan grandes cambios en su bioquímica o en su ultraestructura. Sin duda ocurren cambios sutiles en este proceso de determinación, pero estos cambios todavía no han sido caracterizados. El trabajo experimental sobre el fenómeno de determinación celular se basa en la manipulación de embriones. Si un grupo de células es trasplantado hacia una nueva localización en el embrión y estas células se desarrollan posteriormente como si estuvieran ubicadas en su localización original, entonces se dice que estas células están predeterminadas o simplemente determinadas. Si por el contrario, las células trasplantadas se desarrollan de acuerdo con su nueva localización en el embrión, entonces se considera que dichas células no están predeterminadas y, por lo tanto, son capaces de responder a señales alternativas durante el desarrollo. En teoría, la predeterminación es un fenómeno diferente a la diferenciación, ya que en esta última las células sufren claras modificaciones ultraestructurales y bioquímicas. Sin embargo, en la práctica resulta difícil establecer la diferencia entre predeterminación y diferenciación.

En el caso de la mosca *Drosophila*, el óvulo fertilizado se desarrolla en una forma larval y luego sufre una serie de cambios subsecuentes (pupación y metamorfosis), previos al surgimiento del individuo adulto (Fig. I.5). La larva tiene una estructura muy diferente a la del adulto, ya que las células larvianas que formaran las estructuras adultas permanecen indiferenciadas. Sin embargo, estas células están organizadas en 19 grupos separados que se conocen como "discos imaginales", cada uno de los cuales está predeterminado para diferenciarse en una estructura particular del individuo adulto (Fig. I.6). Estos discos imaginales son de alguna manera el equivalente de las somitas observadas durante el desarrollo de los vertebrados. La diferenciación de la forma adulta a partir de los discos imaginales es desencadenada durante la metamorfosis por la acción de una hormona esteroide llamada "ecdisona". El nivel de esta hormona decrece después de que el adulto ha sido formado, pero algunas células pertenecientes a los discos imaginales permanecen y proliferan a lo largo de la vida del insecto. El estado de predeterminación de un grupo de células de los discos imaginales, presentes en el adulto, puede ser establecido en forma experimental trasplantando estas células a una larva que está a punto de sufrir la metamorfosis. Este proceso puede ser repetido en varias ocasiones de manera que el destino de una clona de células puede ser seguido por varias generaciones. Por lo general, las células se diferencian para formar las estructuras esperadas,

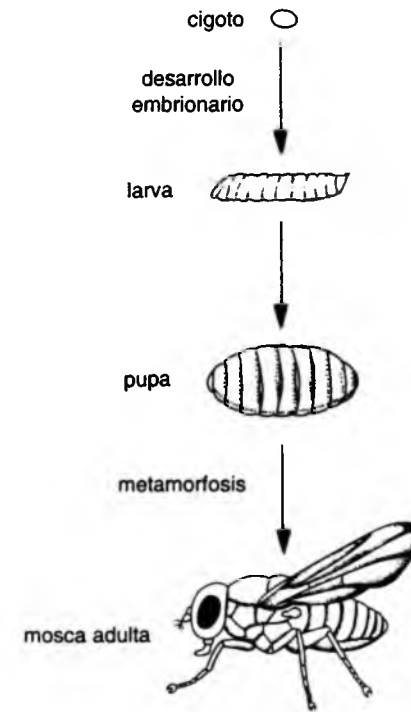


FIGURA I.5 Esquema de los principales estadios en el desarrollo de *Drosophila melanogaster*.

pero, en algunos casos, las células se "transdeterminan" para producir una estructura que es normalmente originada por las células correspondientes a un disco imaginal diferente. Estas transdeterminaciones son consecuencia de un cambio que afecta a un grupo local de células y no el resultado de una clona celular originada por una sola célula mutada. Varios experimentos sugieren que la transdeterminación es el resultado de una mutación en un gen selector, o gen controlador, involucrado en la especificación de una señal de desarrollo en particular. Se supone que esta señal se extiende sobre un grupo local de células que pueden ser directamente alteradas por la proteína producto del gen mutado, o también pueden ser alteradas en forma indirecta como consecuencia de la actividad del gen mutado.

Estudios moleculares del desarrollo en *Drosophila*

El desarrollo embrionario de la mosca *Drosophila* se caracteriza por tres eventos principales: el establecimiento de una polaridad a lo largo de los

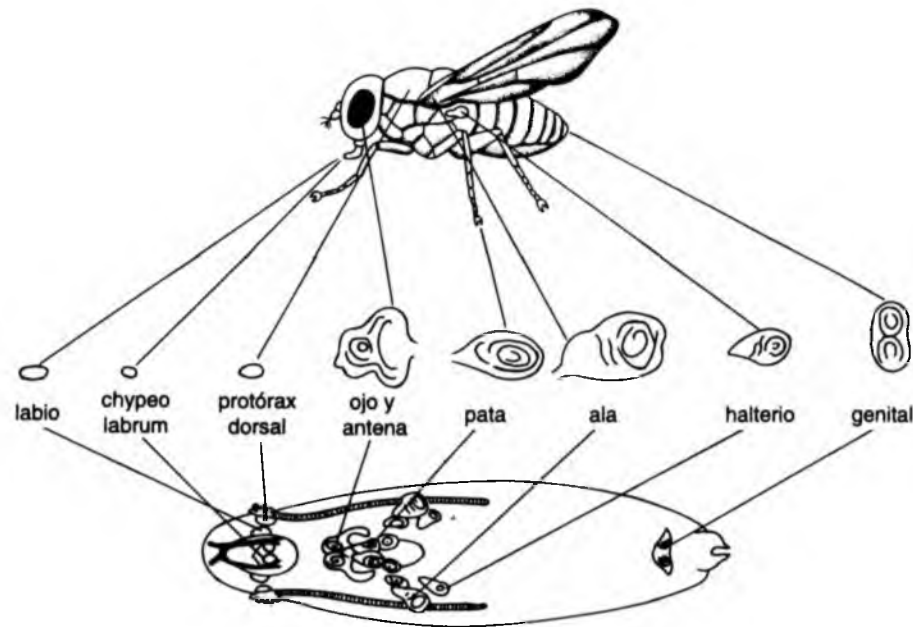


FIGURA I.6 Diagrama que muestra los discos imaginales en el embrión de *Drosophila* y las estructuras correspondientes en el organismo adulto.

tres ejes del embrión; la división del embrión en segmentos larvarios, y la especificación de las partes de la mosca adulta. La polaridad del embrión se establece en las fases tempranas del desarrollo a lo largo de sus tres ejes perpendiculares (Fig. I.7): próximo-distal (cabeza-cola); dorso-ventral (espalda-frente); anterior-posterior (de lado a lado).

La polaridad del embrión a lo largo de sus tres ejes está controlada por un grupo de genes muy relacionados entre sí. Por ejemplo, el gen *dorsal* participa en el control de la polaridad a lo largo del eje dorso-ventral. Algunas mutaciones en este gen causan la producción de un embrión “dorsalizado” carente de componentes ventrales. Otras mutaciones menos severas en el mismo gen permiten que se desarrollen algunas estructuras ventrales, en particular aquellas que se encuentran cercanas al extremo dorsal del eje. Este hecho sugiere la presencia de un gradiente de una señal de desarrollo específica. Algunos de estos embriones mutantes pueden ser “rescatados” por medio de la inyección, en dichos embriones, de citoplasma procedente de óvulos de *Drosophila* normales. Así, la expresión de la información contenida en ciertos RNA mensajeros, presentes en el citoplasma de óvulos normales, ocasiona la producción de

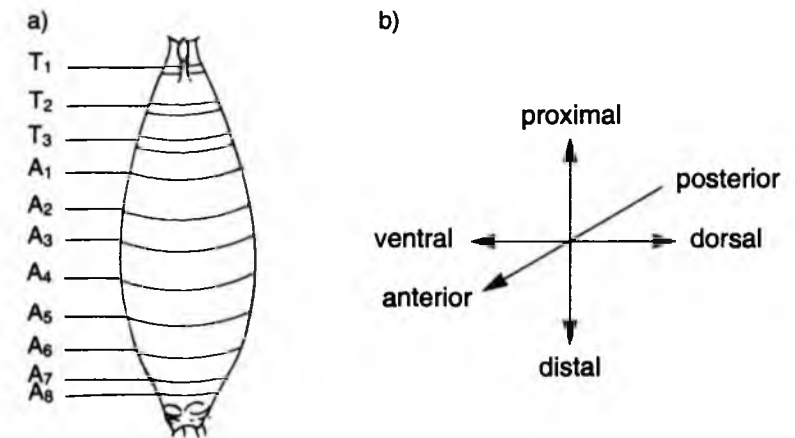


FIGURA I.7 Desarrollo de la polaridad en el embrión de *Drosophila*. a) Embrión que muestra la numeración de los segmentos torácicos (T) y abdominales (A). b) Esquema que muestra la orientación de los tres ejes de polaridad en el embrión temprano.

proteínas que pueden suplir las funciones codificadas por los genes mutados defectuosos.

Las mutaciones en el gen *dorsal* y en otros genes, cuyos productos ya están presentes en el óvulo, se conocen como mutaciones de efecto materno. Se piensa que los efectores maternos son los responsables de especificar los patrones tempranos del desarrollo en una amplia gama de especies. Esta conclusión está apoyada por la evidencia de que existen óvulos de ratón partenogénéticos, los cuales contienen un complemento diploide de genes maternos a pesar de no haber sido fertilizados. Estos óvulos pueden iniciar las fases tempranas del desarrollo embrionario antes de degenerar y morir.

En los últimos años se han logrado grandes avances en el análisis genético y bioquímico de los genes que controlan el proceso de segmentación en el embrión de la mosca. Estos genes se dividen en dos grupos: genes de segmentación y genes homeóticos. Las mutaciones en los genes de segmentación ocasionan un patrón alterado de segmentos embrionarios, tal y como es la delección (eliminación) de segmentos alternos (mutaciones *pair-rule*), o la pérdida de un grupo de segmentos adyacentes (mutaciones *gap*). Las mutaciones homeóticas producen efectos ca-

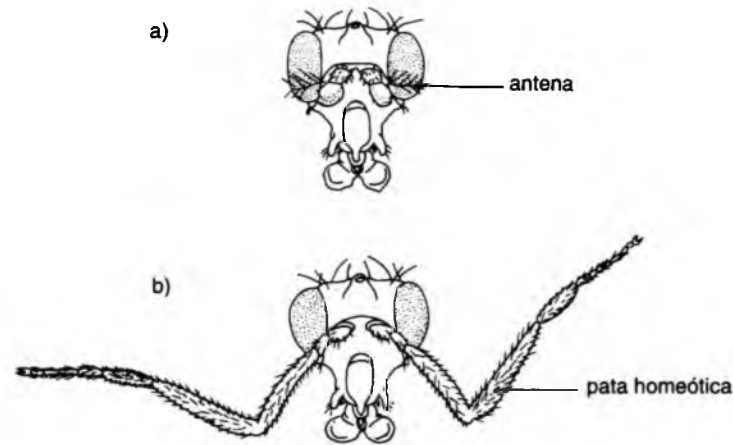


FIGURA I.8 Efecto homeótico de la mutación en genes del complejo antennapedia de *Drosophila*. a) Individuo normal. b) Individuo mutante.

prichosos, donde una parte del embrión es reemplazada por una estructura típica de otra parte; por ejemplo, en el caso de la mutación de los genes del grupo *antennapedia*, la sustitución de las antenas por patas homeóticas (Fig. I.8).

Las técnicas modernas de la ingeniería genética, derivadas de la biología molecular, han permitido aislar y clonar varios genes homeóticos y de segmentación. Estos genes clonados han sido utilizados para sondear, por medio de técnicas de hibridación de ácidos nucleicos, la presencia de genes similares en el resto del genoma de la mosca. Como resultado de estos estudios se ha podido establecer que un número importante de genes presentan una región constituida por una secuencia consenso de aproximadamente 180 pares de bases de DNA; esta secuencia consenso se denomina caja homeótica o simplemente *homeobox*. Dicha región codifica un segmento de proteína, conocido como “dominio homeótico”, equivalente a una cadena de 60 aminoácidos. La información codificada para este segmento está presente en una importante variedad de genes, y se ha podido establecer que dicha región ha sido conservada a lo largo de toda la escala evolutiva —desde los eucariotes más simples, como la levadura unicelular, hasta el hombre—. Esto indica que las secuencias homeóticas están presentes en todas las especies con un patrón corporal segmentado, o sea, desde los insectos hasta el humano. Por esta razón se piensa que las proteínas con dominios homeóticos están

directamente involucradas en el proceso de desarrollo. Sin embargo, como ya fue mencionado, el hecho de que dicho dominio también esté presente en proteínas de organismos unicelulares, como la levadura, sugiere que dicho segmento proteico participa en una gran variedad de procesos y no es exclusivo del desarrollo.

Hasta la fecha sólo se sabe con certeza que el segmento proteico codificado por la *homeobox* es capaz de pegarse al DNA con una alta afinidad. Esto sugiere que las proteínas poseedoras de este segmento, o región, pueden tener un papel regulador en la expresión de la información genética presente en el DNA. Sin embargo todavía se sabe muy poco acerca de las propiedades de las otras regiones de las proteínas poseedoras de dominios homeóticos. Por otra parte, no puede descartarse que, en un futuro cercano, serán descubiertos otros grupos o familias de genes que pueden participar en el control del desarrollo y que no están emparentados con los genes homeóticos. Se sabe que el proceso de diferenciación celular involucra cambios en un grupo local de células, lo cual sugiere que tanto la comunicación intra como intercelular participa en el proceso de desarrollo.

LA INFORMACIÓN POSICIONAL

Durante el proceso de desarrollo grupos de células se organizan para establecer patrones espaciales definidos, mismos que son modificados y refinados en la medida en que progresa el desarrollo. Un grupo local de células similares, que se organiza para dar lugar a un patrón morfológico compuesto por diferentes tipos de células, define un campo o compartimento embrionario. La formación de dicho patrón implica que las células pertenecientes a un grupo local deben comunicarse entre sí. Esta comunicación puede ser directa por medio de los diferentes tipos de uniones intercelulares y también a través de interacciones entre las células y las diversas proteínas que forman la matriz extracelular. Sin embargo, la comunicación entre las células de un compartimento embrionario también puede estar mediada por señales químicas que se difunden por el líquido extracelular hacia receptores celulares específicos.

Varios modelos teóricos han postulado que la comunicación intercelular en los compartimentos embrionarios es consecuencia de la variación en la concentración de una señal química entre dos puntos; lo cual equivale a la presencia de un gradiente de concentración. Se ha postulado que cualquier señal química o molecular, capaz de especificar el desarrollo de un patrón espacial de células ubicadas en un compartimento embrionario, constituye un “morfógeno”. En años recientes se han identificado algunas sustancias y moléculas que son compatibles con el con-

cepto de morfógeno. La teoría de los morfógenos plantea que este tipo de sustancias proporciona "información posicional" que permite a una célula conocer su posición con respecto a la de otras células presentes en el compartimento embrionario. Según esta teoría, las células son capaces de responder a guías ambientales, como la concentración de un morfógeno. Si la concentración del morfógeno alcanza cierto umbral las células están destinadas a seguir un camino de diferenciación en particular. Por otra parte, si el mismo morfógeno no alcanza ese umbral de concentración, entonces las células siguen una vía distinta de diferenciación. Se supone que en la situación real las células individuales son capaces de detectar y responder a una variedad de señales moleculares cuyos gradientes de concentración serán establecidos con sentidos diferentes. Por lo tanto, la elección de la vía de diferenciación celular es el resultado de la respuesta de la célula a una combinación de guías o señales espaciales de carácter molecular.

Buena parte del apoyo experimental a la teoría de la información posicional mediada por gradientes de morfógenos se basa en estudios sobre el desarrollo del precursor (primordio) de las extremidades del pollo. La manipulación experimental del tejido embrionario a lo largo del eje anteroposterior del primordio de la extremidad del pollo, puede afectar el patrón de los dedos resultantes. Una pequeña región ubicada en el margen posterior del primordio parece organizar el patrón de los dedos a lo largo del eje anteroposterior. Esta región se conoce como "región polarizante". Cuando las células de la región polarizante son trasplantadas hacia el margen anterior o hacia la punta de otro primordio de extremidad, ocurre una duplicación de dedos en la extremidad resultante. Los dedos supernumerarios se forman exclusivamente a partir de células pertenecientes al primordio que recibió el trasplante y no son originados por las células trasplantadas (Fig. I.9).

El patrón de los dedos supernumerarios resultantes puede ser explicado en términos de la producción de un morfógeno por parte de las células que constituyen la región polarizante. Según este modelo, las células ubicadas a lo largo del eje anteroposterior del primordio responden a variaciones en la concentración del morfógeno que especifica el patrón correspondiente a cada dígito en particular. En años recientes una variedad de experimentos ha demostrado que el ácido retinoico, derivado de la vitamina A, tiene la capacidad de actuar como morfógeno y sustituir el efecto de la región polarizante en el desarrollo del primordio de la extremidad del pollo. Es un hecho que el ácido retinoico es una molécula pequeña capaz de atravesar las uniones intersticiales celulares. Sin embargo, experimentos más recientes han demostrado la ausencia de este ácido en la región polarizante, lo que sugiere que este compuesto no es el

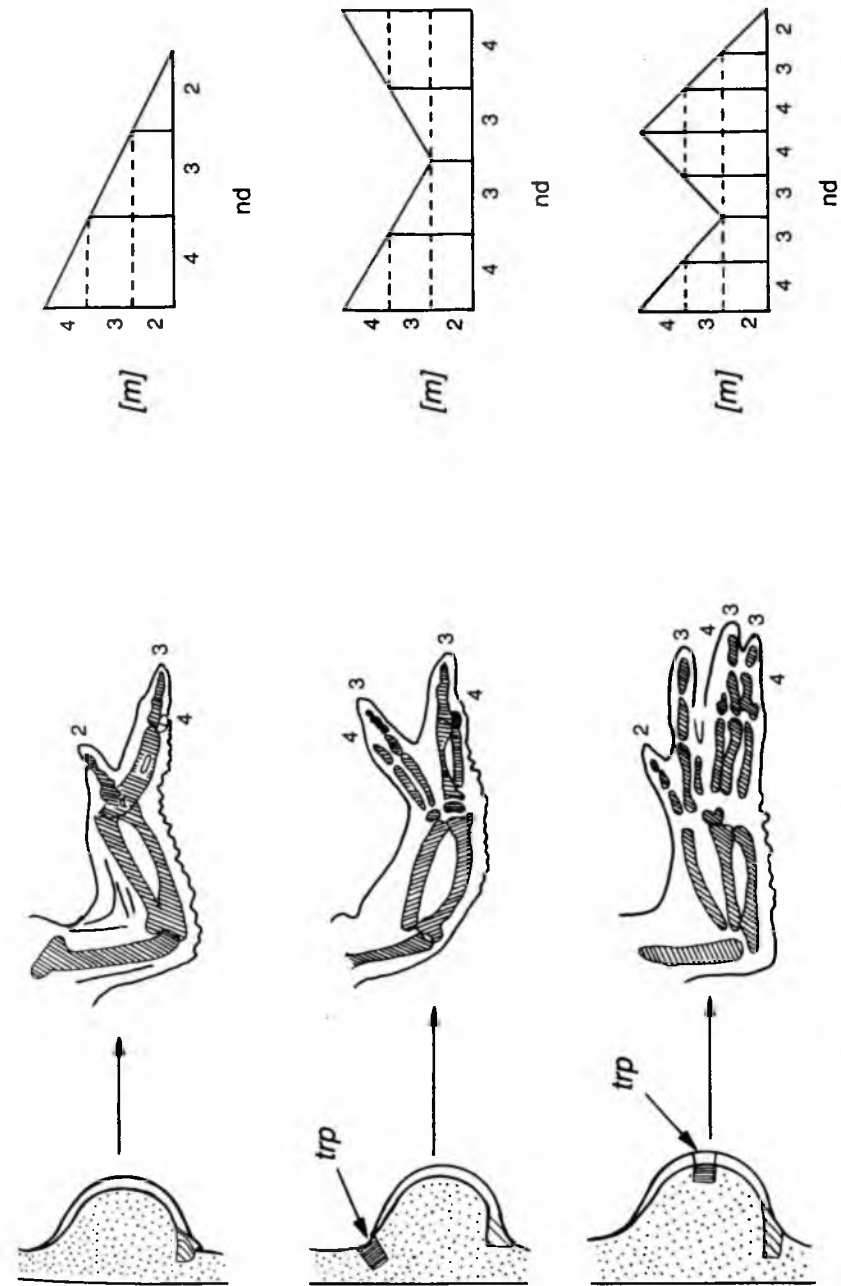


FIGURA I.9. El injerto de la región polarizante del primordio de la extremidad del pollo produce una duplicación de dígitos a lo largo del eje anteroposterior. Las gráficas muestran cómo el gradiente de concentración de un hipotético morfógeno, producido por las células de la región polarizante, puede explicar el patrón de los dígitos. trp: trasplante o injerto de la región polarizante; [m]: concentración del morfógeno; nd: número de dígito.

morfógeno natural. La existencia de gradientes de morfógenos parece ofrecer una solución razonable a la cuestión de cómo es posible que las células adquieran identidades distintas durante el desarrollo embrionario. Sin embargo, hasta la fecha, después de más de treinta años de intensa búsqueda, todavía no ha sido posible identificar señales específicas, ya sean de naturaleza química, eléctrica o mecánica, que satisfagan plenamente todas las características de un verdadero morfógeno.

Por ejemplo, en años recientes se observó que la proteína denominada "activina" era capaz de inducir la expresión de ciertos genes de una manera dependiente de la concentración de esta proteína. Estas observaciones fueron realizadas en explantes embrionarios del sapo *Xenopus*. Sin embargo, el papel de la activina durante el desarrollo embrionario *in vivo* parece ser discutible, pues el patrón de expresión del gen que codifica para esta proteína no es consistente con su aparente función durante el desarrollo del *Xenopus* y, como se verá más adelante, dicha proteína no es necesaria durante el desarrollo embrionario de vertebrados superiores como el ratón.

ESTUDIO DE LINAJES CELULARES

En la actualidad se conoce el mapa completo del destino de cada célula del nemátodo *Caenorhabditis elegans*. Dicho mapa especifica el origen y linaje de cada una de las 1 000 células somáticas y aproximadamente 2 000 células germinales que constituyen el individuo adulto de este pequeñísimo animal. El plan corporal de *C. elegans* tiene algunas similitudes con el de los vertebrados ya que muestra una simetría bilateral y sus estructuras se originan a partir de tres capas germinales primarias (Fig. I.10). Los tejidos de este animal se componen de células que proceden de linajes diferentes y solamente unas cuantas estructuras se derivan de una clona única de células. Sin embargo, en contraste con lo que ocurre en vertebrados, la mayoría de las células de este animal se desarrollan en forma autónoma y para diferenciarse no dependen de las interacciones con otras células. Experimentos de microcirugía con rayo láser permiten destruir células individuales, lo cual demuestra que las estructuras derivadas de la célula embrionaria destruida por este procedimiento están ausentes en el nemátodo adulto, sin que esto afecte a los tejidos adyacentes.

En el caso de los vertebrados, el fenómeno de inducción embrionaria es consecuencia de interacciones célula-célula específicas. Una técnica utilizada para estudiar los linajes celulares en vertebrados superiores, como el ratón, consiste en la producción de quimeras. Una quimera es un embrión desarrollado a partir de agregados celulares que pertenecen

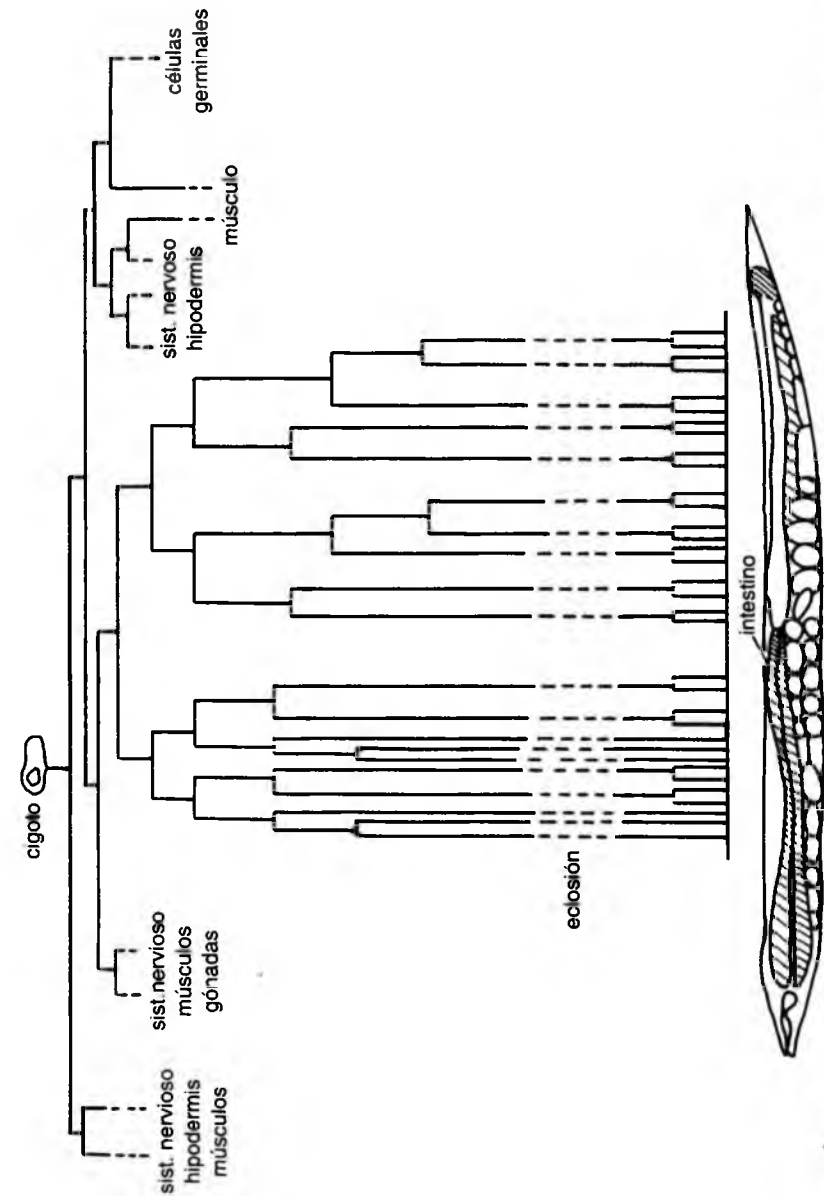


FIGURA I.10 Ejemplo de linajes celulares en *C. elegans*, para mostrar la vía de desarrollo de las células que forman el intestino. Las líneas punteadas indican divisiones celulares subsecuentes.

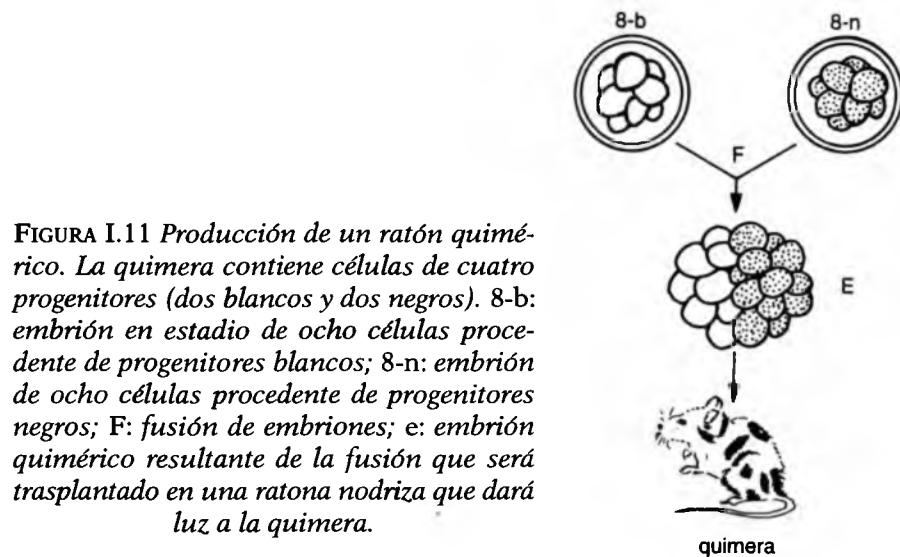


FIGURA I.11 Producción de un ratón quimérico. La quimera contiene células de cuatro progenitores (dos blancos y dos negros). 8-b: embrión en estadio de ocho células procedente de progenitores blancos; 8-n: embrión de ocho células procedente de progenitores negros; F: fusión de embriones; e: embrión quimérico resultante de la fusión que será trasplantado en una ratona nodriza que dará luz a la quimera.

a grupos diferentes desde el punto de vista genético. Diferentes combinaciones de células, aisladas a partir de más de un embrión temprano, pueden dar origen a un adulto quimérico. Por ejemplo: células de una cepa de ratones negros combinadas con células de una cepa de ratones blancos permiten seguir el linaje de las células en el animal resultante (Fig. I.11). Las células del embrión de mamífero temprano son totipotenciales y los estudios con quimeras han demostrado que es la posición de la célula en el embrión, en lugar de su información genética, lo que determina el linaje subsecuente de dicha célula.

Los linajes celulares también pueden ser estudiados gracias a la introducción de material genético extraño por medio de microinyección en óvulos o embriones tempranos. El DNA foráneo puede ser incorporado por el organismo receptor y el sitio de incorporación puede ser controlado en forma experimental. Por lo tanto, la expresión del DNA foráneo puede estar confinada a ciertos tipos de células y a ciertos estadios del desarrollo. Este procedimiento se conoce como "transgeneosis", ya que consiste en la producción de organismos transgénicos; técnica que ha permitido estudiar el papel de ciertos genes y productos de genes en el control del proceso de desarrollo en vertebrados superiores.

EL PROBLEMA FUNDAMENTAL DEL DESARROLLO

Se puede decir, a partir de los hechos arriba mencionados, que las células participan en dos tipos de actividades durante el proceso de desarrollo. La primera de estas actividades —diferenciación— consiste en un proceso de cambio interno, en el cual la célula original e indeterminada se transforma en una célula especializada (neurona, hepatocito, linfocito, eritrocito, célula muscular, célula adiposa, etc.). La segunda actividad —morfogénesis— consiste en un proceso externo por medio del cual la célula migra hacia nuevas localizaciones espaciales y, por lo general, interactúa con otras células para formar una parte o región del patrón general del organismo.

Tomando en cuenta ambos procesos —diferenciación y morfogénesis—, surge la cuestión o problema fundamental del desarrollo: establecer cómo, durante cada estadio del desarrollo, el propio organismo mantiene sus células en un arreglo espacio-temporal que corresponde al de la especie a la cual pertenece dicho organismo. Dicho en otras palabras, el problema fundamental del desarrollo consiste en saber cómo cada tipo de organismo logra tomar la forma que le corresponde.

Este problema central de la biología —el problema de la forma biológica—, ha merecido la atención de sabios, científicos y filósofos durante más de dos mil años. A través de todos esos siglos se pueden identificar tres corrientes principales en relación con el origen de la forma biológica. La primera de éstas es la platónica, donde la forma de una especie en particular es el reflejo de una forma eterna y arquetípica que existe como las formas de todas las demás cosas, ya sean orgánicas o inorgánicas, en un ámbito ideal. Según esta corriente, todas las formas son consecuencia de la existencia y aplicación de leyes matemáticas trascendentes. La segunda corriente es la aristotélica, la cual considera que la forma de cualquier cosa es una propiedad de la naturaleza y, por lo tanto, no tiene un carácter trascendente, sino que surge a partir de ciertos principios no materiales que son intrínsecos o inherentes a cada tipo de cosa u organismo. La última de estas corrientes es la cartesiana y constituye la visión dominante en la actualidad. Esta tendencia es consecuencia de la visión mecanicista de la naturaleza surgida durante el siglo XVII a la par de la ciencia moderna. De acuerdo con esta posición, los organismos son máquinas y su forma está determinada por una especie de plan o diseño. En la versión contemporánea de la posición cartesiana, el plan o diseño del organismo está contenido en el conjunto de genes que forma el patrimonio genético de una especie en particular.

En los siguientes dos capítulos se hará un resumen histórico para es-

tablecer cuándo, cómo y por qué aparecieron las tres corrientes antes mencionadas. También intentaré mostrar cómo han evolucionado estas tres ideas principales acerca de la forma biológica, con el propósito de que esto sirva como introducción a una de las tesis centrales del presente libro: considerar el problema de la forma biológica como parte del problema, o cuestión, más fundamental del origen y causas de las formas en general. O sea, el problema de la forma biológica es un aspecto de la morfogénesis general, la cual involucra a todos los tipos de formas, ya sea que dichas formas tengan un soporte o sustrato material, como la forma de una roca o de un elefante, o bien un soporte abstracto e inmaterial, como las formas del lenguaje o las formas geométricas que describen procesos como la turbulencia o el comportamiento de la bolsa de valores. La morfogénesis general es el sujeto de estudio de las disciplinas morfológicas, la mayoría de las cuales se encuentra todavía en proceso de formación, ya que la aplicación y desarrollo de estas disciplinas implica la introducción de nuevos paradigmas (léanse conjuntos de ideas, hipótesis, teorías y modelos) que sustituyan o complementen los paradigmas de la ciencia ortodoxa contemporánea. Más adelante pasaremos a exponer y discutir algunas de estas disciplinas morfológicas que pueden contribuir de forma relevante a resolver la cuestión de la forma biológica.

II. EMBRIOLOGÍA E HISTORIA

INTRODUCCIÓN A LA HISTORIA DE LA EMBRIOLOGÍA

DESDE LOS ALBORES del tercer milenio antes de Cristo, la civilización egipcia contó con una elaborada escuela de medicina la cual, sin embargo, no parece haber estado interesada en el proceso de embriogénesis. En ninguno de los papiros médicos tempranos se hace mención del embrión. Por lo tanto, es notable que los antiguos egipcios lograran dominar, al igual que los chinos, el método para incubar huevos de ave en forma artificial, casi cuarenta siglos antes que los europeos. Sin embargo, parece que el conocimiento del método para incubar huevos se perdió durante la Edad Media, pues, en el siglo I de nuestra era, todavía el historiador romano Plinio relata cómo la esposa del emperador Nerón empolló un huevo de gallina entre sus pechos, para saber si se encontraba gestando a un niño o a una niña. Del huevo brotó un pollo macho y, semanas más tarde, la emperatriz Livia Augusta dio a luz al futuro emperador Tiberio. Plinio se refiere también a la práctica egipcia de empollar huevos en grandes recintos calentados con estiércol —utilizados todavía como incubadoras en Egipto y en China—. Los encargados de estas incubadoras determinan con bastante exactitud la temperatura de los huevos sin utilizar termómetros, ya que proceden a tocar con los párpados la parte roma de los huevos y de esta manera calculan la temperatura de los mismos. En estos recintos pueden empollarse miles de huevos anualmente con un rendimiento comparable al obtenido en las modernas plantas incubadoras.

En el antiguo Egipto existió también un importante culto a la placenta, durante casi tres mil años hasta el inicio del periodo tolemaico en 300 a. c. En dicho culto se utilizaba un estandarte que representaba a la placenta real y que precedía al faraón en toda ceremonia oficial. Durante el imperio antiguo existió un alto funcionario denominado “abridor de la placenta real”, nombre que representaba en forma simbólica el fin del reino del faraón en turno, ya que la muerte del faraón era concebida como un nacimiento en el ámbito del más allá, hecho que tuvo un papel dominante en la religión del antiguo Egipto donde la placenta era conocida también como “haz de la vida”, “dadora de vida”, “Sol” y “asiento del alma externa”. Alrededor del año 1400 a. c., el faraón Amenofis IV quiso introducir el monoteísmo en Egipto, para lo cual decretó que Atón, el dios

del Sol, era el único dios. Este faraón herético cambió su propio nombre al de Akhenatón y compuso en honor de su dios himnos como el siguiente:

Creador del germen en la mujer
Hacedor de la simiente en el hombre
Tú que das vida al niño en el cuerpo materno
y lo consuelas para que no llore
Tú que eres su nodriza en el vientre materno
Tú que otorgas el aliento que anima
a todo aquel que toma existencia
cuando brota del vientre
en el día del nacimiento
Tú que abres su boca cuando habla
Tú que satisfaces sus necesidades

Tú que das aliento
al polluelo que pía bajo el cascarón
para conservarlo en vida
y conformarlo hasta el momento en que brota del cascarón
para que salga a piar con todas sus fuerzas
y vaya en dos patas por el mundo
desde que rompió el cascarón.

[Needham, 1934, pp. 8-9]

Este himno es notable porque por vez primera se expone la idea del momento en que es animado el embrión. Una cuestión fundamental que fue debatida intensamente durante la Edad Media, pero que, en vista de los problemas éticos surgidos de las técnicas modernas para manipular embriones animales y humanos (fertilización *in vitro*, ingeniería genética, etc.), adquiere una gran actualidad e importancia.

Los textos médicos de la India antigua, los *Ayur-Vedas*, proporcionan notables descripciones del desarrollo embrionario. En estos textos se consideran cuatro elementos iniciales que conforman el embrión: el semen paterno, la sangre menstrual de la madre (ambos originados por el fluido linfático, según la tradición hindú), el "átman" o cuerpo etéreo y el "manas" que corresponde a la mente. Según la tradición hindú, los elementos físicos y orgánicos (semen y menstruación), y los elementos espirituales (átman y manas) interaccionan para iniciar el proceso de desarrollo embrionario (embriogénesis). De acuerdo con los *Ayur-Vedas*, la diferenciación de la cabeza y de las extremidades del embrión comienza en el tercer mes de gestación. Durante el cuarto mes se forman el tórax, el corazón y el abdomen, y en el sexto mes aparecen los huesos, tendones, ve-

nas, el cabello y las uñas. Las partes duras del cuerpo provienen del padre mientras que las partes blandas provienen de la madre. La alimentación del embrión se lleva a cabo por medio de los vasos linfáticos que llevan la linfa de la madre hacia el feto. La creencia de que el proceso inicial del desarrollo embrionario es similar a la formación del cuajo de la leche, por acción del calor durante la fabricación del queso, aparece por primera vez en los textos hindúes, así como también la idea de que la sangre menstrual representa la contribución materna para iniciar el desarrollo embrionario. Estas ideas fueron mantenidas por muchos siglos y popularizadas en Occidente por los escritos de Aristóteles. Es posible que tales ideas sirvieran para fomentar la práctica hindú del matrimonio entre niños, ya que la sangre menstrual era considerada como una materia prima para el desarrollo embrionario y, por lo tanto, el desperdicio de esta sangre antes del matrimonio era casi equivalente a un infanticidio.

En las cosmogonías de los cultos órficos practicados en Grecia entre los siglos VIII y VII a. c., la creación del mundo es considerada como la embriogénesis del género humano. El dramaturgo Aristófanes hace eco de estas ideas en su obra *Los pájaros*, escrita en 414 a. c.:

En el principio fue el Caos
y la Noche y la obscuridad del Vacío,
tenebrosa, vasta, tartaria.

No había tierra, ni cielo, ni aire.
Tan sólo el seno de las tinieblas;
pero al fin hubo un batir de alas
—aunque las alas estaban hechas de obscuridad—
y la negra Noche fue inspirada para poner un huevo al viento.

A partir de entonces,
con el paso de las estaciones,
el deseado Amor brotó a la luz
y sus alas fueron de oro
y su espíritu tan veloz como el viento
cuando sopla en todas direcciones.

El Amor se movió en la vasta Soledad,
el Amor se mezcló con el Caos
a pesar de la negrura de la Noche
y así nos engendró y por fin
nos trajo a la luz.

[Needham, 1934, p. 10]

Otros fragmentos de textos griegos, pertenecientes al periodo anterior al siglo IV a. C., sugieren que los filósofos presocráticos añadieron varias ideas a la embriología, donde detallaban los tiempos y secuencias del desarrollo embrionario, relacionaban los elementos masculinos y femeninos con el lado izquierdo y derecho, respectivamente, y establecían analogías entre la leche materna y la clara de huevo. Algunos de estos filósofos sostuvieron que el feto se alimenta por la boca, mientras que otros sugirieron que lo hacía utilizando la totalidad de la superficie corporal como si fuera una esponja.

La escuela de medicina fundada por Hipócrates (460-357 a. C.) inició una época de rigurosa observación asociada con un pensamiento pragmático. Empédocles de Sicilia (490-430 a. C.) fue miembro de esa escuela y postuló que la influencia de la imaginación materna sobre el embrión era tan poderosa que el desarrollo del embrión podía ser guiado e incluso alterado casi a voluntad. De esta manera, explicaba la existencia de monstruos y gemelos. Ideas de este tipo están todavía presentes en las supersticiones de ciertos campesinos de Europa central que suponen que la malformación congénita conocida como “labio leporino” (labio de liebre) es consecuencia de que la madre del niño afectado fue asustada por una liebre durante el embarazo.

Demócrito de Tracia (c. 460-c. 377 a. C.) sostuvo que el vientre materno (el útero) es el responsable de dar forma humana al feto. Posteriormente, esta idea recibió la atención de Aristóteles y de alguna manera ha persistido en ciertos conceptos de la embriología contemporánea que serán discutidos más adelante. Sin embargo, el énfasis en la importancia de la imaginación materna y del útero en la formación del embrión humano estaba en contraposición con otras ideas que eran más comunes en el siglo V a. C. Por ejemplo, Esquilo (525-456 a. C.) nos describe, en su drama *Las Euménides*, cómo Apolo defiende a Orestes contra el cargo de matricidio utilizando el argumento siguiente:

[...] la madre no es un verdadero pariente de su propio hijo, ya que sólo cuida la vida que ha sido sembrada en ella. El verdadero pariente es el hombre y la mujer no es otra cosa que una extraña o una amiga que cuando el destino le dispensa la semilla del hombre, la preserva hasta que brota el producto de dicha semilla.

Esta visión patriarcal de la embriología niega que la mujer tenga un papel activo en la procreación de la especie; sin embargo, también sugiere el arquetipo de Gea, la gran madre tierra, en la cual toda semilla es sembrada para poder germinar y desarrollarse. A pesar de esto, todas las sociedades patriarcales atribuyen la procreación al elemento masculino. Para los antiguos egipcios, la tierra era macho y el cielo hembra y así

consideraban al padre como el verdadero responsable de la procreación en tanto la madre sólo proporcionaba el nido y la nutrición para el feto.

En la Biblia, tanto en el Antiguo como en el Nuevo Testamento, sólo se describe la genealogía de Jesús y de otros personajes importantes, por vía masculina muy rara vez se hace mención de los ancestros femeninos. En este contexto, es interesante señalar que los isleños melanesios de las islas Trobriand pensaban que los niños se originaban primero en un mundo-espíritu llamado “Tuma” y luego, simplemente, se encarnan en la sangre menstrual. Estos isleños no reconocían el poder fertilizante del semen y tampoco establecían relación alguna entre el acto sexual, la concepción y el subsecuente nacimiento de un nuevo ser.

Regresando a la escuela hipocrática, es notable que sus autores propusieran la existencia de simiente masculina y simiente femenina. Esta última consistía en la secreción vaginal. Para los médicos hipocráticos, la sustancia del embrión tenía una naturaleza húmeda y, por lo tanto, podía ser moldeada por el fuego y nutrida por el aliento y los alimentos ingeridos por la madre. Según estas ideas, el fuego secaba en forma gradual el cuerpo poroso y húmedo del embrión, dando así lugar a la formación de una corteza exterior más sólida. Luego, el calor comenzaba a consumir la humedad interior para originar a los huesos y nervios. Los canales y conductos internos se formaban a partir de las partes húmedas y blandas residuales, las más húmedas daban lugar a los vasos sanguíneos. En las partes intermedias, el agua residual se contraía para dar lugar a la carne. Por otra parte, el cordón umbilical fue reconocido por los hipocráticos como el órgano de la respiración fetal. En los textos hipocráticos se menciona que todas las partes del embrión son formadas de manera simultánea; todos los miembros y órganos van tomando forma al mismo tiempo. Algunos autores propusieron que el momento del nacimiento era consecuencia del agotamiento de la fuente alimenticia del feto en desarrollo.

La era de Aristóteles

Fue la monumental obra de Aristóteles (384-322 a. C.) la que estableció los fundamentos filosóficos y científicos de la cultura occidental. Aristóteles introdujo un importante número de nuevos conceptos relacionados con la embriología; dos obras destacan en particular por su contenido embriológico: *Sobre las partes de los animales* y *Sobre la generación de los animales*. En el primer libro de esta última obra, Aristóteles discute el papel del macho y de la hembra en el proceso de embriogénesis. Basándose en la doctrina de forma y materia (de la cual se hablará con detalle más adelante) y negando cualquier capacidad seminal al elemento

femenino, Aristóteles describe al catamenio (sangre menstrual) como la sustancia plástica y pasiva sobre la cual el elemento dinámico y activo del semen masculino otorga forma y estructura, de la misma manera en que un escultor otorga forma al mármol. La acción del semen sobre la sangre localizada en el útero es comparada por Aristóteles a la acción que tiene el cuajo sobre la leche, pues ambos (semen y cuajo) solidifican elementos húmedos, dándoles formas sólidas y secas. El segundo libro de *Sobre la generación de los animales* contiene una discusión fundamental sobre el principio central de la embriogénesis: de qué manera surge un organismo complejo y diferenciado a partir de elementos indiferenciados y simples; acaso la forma final del organismo está ya presente en la materia original (preformación) o, por el contrario, la forma última se desarrolla paso a paso (epigénesis). Aristóteles fue el primero en plantear las siguientes cuestiones:

¿Cómo es que la influencia moldeadora es capaz de formar a las otras partes del cuerpo? Acaso todas las partes, como el corazón, pulmones, hígado, ojos y demás, se forman al mismo tiempo o en sucesión, como se menciona en el verso atribuido a Orfeo; porque en dicho verso Orfeo dice que un animal toma forma por medio de un proceso similar al acto de tejer una red. Sin embargo, es un hecho que las diferentes partes no se forman al mismo tiempo, como lo demuestran nuestros sentidos, ya que algunas partes son claramente visibles porque ya existen en el embrión, mientras que otras partes no son visibles y esto no es por causa de que sean muy pequeñas; puesto que el pulmón es más grande que el corazón y sin embargo, aparece después que el corazón en el proceso de desarrollo. [*Sobre la generación de los animales* II, 1, 734a 17-25.]*

El fragmento anterior sugiere que Aristóteles debe haber observado en forma más cuidadosa que sus predecesores el desarrollo progresivo del embrión de pollo, de modo que pudo corregir ciertos errores de la embriología hipocrática. A partir del formidable concepto de la dualidad de la forma y la materia, Aristóteles formula las dos ideas básicas de la embriología: preformación y epigénesis. Aristóteles propone que la razón, el concepto o principio de la forma (el *logos*) es de carácter epigenético, pero que también existe un cierto grado de preformación en las cualidades primarias. Ambas ideas aún repercuten en la embriología contemporánea. Según Aristóteles, el embrión adquiere su alma (ánima) en forma progresiva. El semen y el catamenio están dotados ya con un alma vegetativa: "Al principio, los embriones parecen vivir la vida de una planta [...] pero en la medida en que se desarrollan adquieren el alma sensible por virtud de la cual un animal es animal" (*Sobre la generación*

* Con respecto a la notación bibliográfica de las obras de Aristóteles, véase la nota 1 del Apéndice, p. 161. [R.]

de los animales II, 3, 736a 30-36; 736b 37-38). El último paso está dado por la conexión del alma racional —característica del hombre— con el feto. Según Aristóteles, los tres tipos de alma —vegetativa, sensible y racional— deben ser poseídas en forma actual por un ser humano.

La idea de que existen etapas sucesivas en el proceso de adquisición del alma por parte del embrión ha dominado a la embriología teológica a lo largo de toda su historia y tiene un papel principal en el debate sobre la legalidad del aborto. También, detrás de estas ideas están las bases de la teoría de la recapitulación (o ley biogenética fundamental), propuesta por Ernst Haeckel en el siglo XIX, según la cual el embrión humano repite (recapitula) durante el proceso de desarrollo embrionario todas las fases de la evolución filogenética que condujo a la aparición de la especie humana.

El corto periodo que separa a Platón de Aristóteles marca una división entre dos eras del pensamiento científico: la edad del mito y el significado y la edad de la causa y la necesidad. Sin embargo, Aristóteles siempre incluyó en su esquema causal un profundo elemento de sentido y significado que está representado por la existencia de "causas finales" en los procesos naturales. Aristóteles criticó a algunos filósofos que lo precedieron porque no advirtieron que las causas son numerosas, tan sólo notaron las causas materiales y eficientes y, aun así, no fueron capaces de distinguirlas; mientras que no hicieron ninguna investigación con respecto a las causas formales y finales. Demócrito ignora la causa final y así, reduce todas las operaciones de la naturaleza a la simple necesidad. Dichas operaciones son necesarias, es verdad, pero, según Aristóteles (*Metafísica* I), también existen en razón de una causa final y por el bien de aquello que en cada caso es lo mejor (D'Arcy Thompson, 1961, p. 5).

En la actualidad, pocos científicos consideran válida la inclusión de consideraciones sobre aquello que es más bueno o mejor con respecto a un proceso de la naturaleza. A partir de Descartes, la ciencia se basa en un principio de objetiva necesidad. Sin embargo, es discutible que las formas y el orden presentes en la naturaleza puedan ser comprendidas sin tomar en cuenta la existencia de causas finales.

Los filósofos estoicos y epicúreos, de los siglos III y II a. C., retornaron a ciertas ideas hipocráticas y sostuvieron que los factores del macho y de la hembra participan por partes iguales en la embriogénesis, asimismo afirmaron, que todas las partes del embrión se forman de manera simultánea. Aunque los epicúreos eran de tendencia preformacionista, no fue sino hasta el siglo I d. C. cuando Séneca, en su obra *Naturales Quaestiones* hace un pronunciamiento claro en favor de la preformación:

En la simiente están encerradas todas las partes del cuerpo humano que serán formadas. El infante que está en el vientre materno tiene ya las raíces de

la barba y del cabello que portará algún día. Del mismo modo, en esa pequeña masa están todos los lineamientos del cuerpo y todo aquello que la posteridad descubrirá en él.

Ésta es la primera formulación categórica de la posición preformacionista, misma que tendría un gran auge en los siglos inmediatos posteriores al Renacimiento.

La época de Galeno

En el siglo II de nuestra era, el gran médico y científico Galeno de Pérgamo (c. 130-c. 200) reunió los frutos del conocimiento médico de la Antigüedad pero también propuso una teoría original de la embriogénesis, la cual desarrolló en sus tratados *Sobre las facultades naturales* y *Sobre la formación del feto*. Galeno dice:

La génesis no es una actividad simple de la naturaleza, sino que se compone de alteración y modelado. Esto es, para que lleguen a existir tejidos como los huesos, nervios y venas, las sustancias subyacentes, a partir de las cuales brota el animal, deben ser alteradas y para que esta sustancia alterada adquiera su forma y posición apropiada, sus cavidades, protuberancias y fijaciones, tiene que sufrir un proceso de modelado, un proceso formativo [...]. La simiente es sembrada en el vientre o en la tierra —pues en esto no existe diferencia— y después de un tiempo definido, un gran número de partes son constituidas en la sustancia que es generada. Dichas sustancias difieren en cuanto a su humedad, sequedad, calor o frialdad y en todas las otras cualidades que se derivan en forma natural [...]. Así las facultades modificadoras presentes en cada animal son iguales en número a las partes elementales y es más, cada una de estas actividades debe necesariamente corresponder a cada una de las partes especiales [...] y aunque la reunión de todas estas partes y por lo tanto, la combinación de las estructuras que están incluidas en ellas, han sido determinadas por una facultad que llamamos facultad modeladora o formativa; yo digo también que esta facultad es artística —de hecho, es el mejor y más alto grado del arte. [Needham, 1934, pp. 52-53.]

A pesar de que Galeno establece arcaicas analogías entre el vientre y la tierra, su distinción entre las partes especializadas y la forma unificada es muy similar a ciertos conceptos contemporáneos. Otra idea original de Galeno está representada por el concepto de *Tria Principia*, que establece que durante las fases tempranas del desarrollo embrionario aparecen tres órganos iniciales a partir del amorfo estadio seminal. Durante el Renacimiento, el cirujano Ambrose Paré (1510-1590) se refirió a estos tres órganos primitivos como las tres burbujas o las tres vejigas: el corazón, el hígado y el cerebro. Cabe preguntarse si las tres

capas o tejidos primordiales descritos por la embriología moderna: ectodermo (a partir del cual se origina el cerebro), mesodermo (a partir del cual se origina el corazón) y endodermo (a partir del cual se origina el hígado), fueron previstas en forma intuitiva por Galeno.

A partir de los textos hipocráticos, Galeno proporciona una cantidad asombrosa de descripciones de las características del embrión, al igual que de las estructuras del cuerpo animal y humano. Desde el punto de vista teológico, Galeno enfatizó la perfección de la adaptación y la necesidad intrínseca de todas las manifestaciones orgánicas.

TEOLOGÍA Y EMBRIOLOGÍA

Los llamados “padres de la Iglesia”, pensadores cristianos de los primeros siglos de nuestra era, como Tertuliano, san Agustín y san Gregorio, parecen haber estado influidos por ideas prearistotélicas en lo que se refiere a la toma de posesión del embrión por el alma. Tertuliano (c. 160-c. 222) sostuvo que el alma estaba ya presente en el embrión desde el principio. Por su parte, san Agustín (354-430) sugirió que la adquisición del alma por el embrión ocurre entre el segundo y cuarto mes de gestación. Por aquella época se estableció la distinción entre el embrión *informatus*, que carecía de alma, y el embrión *formatus*, que tiene alma; el punto de demarcación correspondía al cuarentavo día de gestación para los hombres y al ochentavo día para las mujeres. Sin embargo, en la actualidad está bien establecido que alrededor del día 60 de gestación se puede notar claramente la forma humana del embrión.

En forma gradual, la ley romana, que al igual que la ley espartana permitía el aborto (recomendado teóricamente por Platón e incorporado en la ley ateniense por Lisias), fue reemplazada por una condenación absoluta del aborto. El pensamiento de los primeros cristianos estuvo influido por el neoplatonismo y, por esta razón, la doctrina de la preexistencia —propuesta por Orígenes— estuvo muy en boga. Esta doctrina propone que todas las almas fueron creadas en el principio, antes de la creación de la materia; las almas preexistentes se encarnaban en la mezcla en rotación del semen y el catamenio. Sin embargo, la Iglesia Cristiana Oriental sostenía la doctrina creacionista, según la cual el cuerpo humano descendía de Adán por propagación directa, mientras que cada alma era creada por Dios e implantada en el embrión. Un tercer punto de vista está representado por el llamado “traducianismo”, principalmente difundido por los padres de la Iglesia Occidental. Esta doctrina sostiene que tanto las almas como los cuerpos descienden de Adán y han sido transferidos de padre a hijo. Tertuliano y san Agustín sostuvieron esta doctrina.

San Gregorio Nacianceno (c. 332 -c. 396), padre de la Iglesia Griega y obispo de Constantinopla, asocia el concepto de preformación con la manifestación del alma, cuando establece que el alma crea su propio cuerpo como si fuera una gema que deja su propia impresión sobre una sustancia blanda y actúa desde el interior durante el proceso de desarrollo: "La cosa implantada por el hombre en la mujer, es moldeada en una variedad de extremidades y órganos internos, pero sin el concurso de un poder externo, sino por el solo poder que reside en la cosa misma y la transforma" (Needham, 1934, pp. 58-59). Por lo tanto, san Gregorio pensaba que el alma era inherente a la simiente.

En cuanto a la tradición judía, los textos talmúdicos del siglo II al siglo VI contienen varias referencias al desarrollo fetal. Los escritores del Talmud judío estaban familiarizados con las obras de Aristóteles y de Galeno, y adoptaron la distinción entre las partes que provienen del semen paterno y aquellas que provienen del catamenio materno. Según esta doctrina, el padre siembra los elementos corporales de color blanco y la madre los elementos corporales de color rojo. Pero además, los escritores talmúdicos añaden dos elementos: la dualidad de la participación masculina y femenina es ampliada al incluir una tercera contribución, propia de Dios, que gravita por encima del hombre y la mujer, y que otorga la vida, el alma y la expresión del rostro del embrión en gestación.

En su encuentro con el pensamiento neoplatónico, la cábala judía de la Alta Edad Media revive la figura antiquísima del Adán Kadmon, hombre macrocósmico y andrógino, en la idea de Adán Protoplastes. Así, la cábala judía conceptualiza al hombre como un microcosmos dentro del universo. Ya durante el siglo XVII la llamada cábala cristiana, derivada de la fusión de conceptos neoplatónicos, cristianos y judíos, va a inspirar extraordinarias incursiones en el campo de la embriología especulativa por parte de pensadores y científicos como Leibniz, van Helmont, Marci y Borelli.

En el siglo XIII dos grandes filósofos, Alberto Magno y Tomás de Aquino, establecen la filosofía escolástica basándose en las obras de Aristóteles, redescubiertas en Occidente gracias a sus versiones árabes y los comentarios aristotélicos de grandes filósofos islámicos como el médico Avicena y el jurista Averroes. San Alberto Magno, muerto en 1280, revivió en Occidente las ideas embriológicas de Aristóteles, pero también realizó contribuciones originales a la embriología animal. Alberto Magno observó y describió los llamados islotes sanguíneos pulsátiles, presentes en los embriones de pollo a las 72 horas de gestación. Este pensador relacionó estos islotes con el desarrollo del corazón del pollo y, en contraposición con Aristóteles, sostuvo el punto de vista de los filósofos presocráticos y epicúreos, en el sentido de que la simiente es aportada

no sólo por el macho, sino también por la hembra. También propuso que a los dos principios húmedos: masculino y femenino, era necesario añadir un tercer principio constituido por la sangre menstrual. Alberto Magno pensaba que la simiente femenina se coagula, como si fuera queso, bajo la influencia del impacto con el semen masculino. Sin embargo, al igual que Aristóteles, Alberto Magno sostuvo que el semen tiene el poder formativo que actúa sobre la sangre menstrual, materia prima e informe del embrión.

Santo Tomás de Aquino (1225-1274) incorporó la filosofía de Aristóteles en su magna obra *Summa Theologica*, donde apunta que "el poder generativo femenino es imperfecto cuando se le compara con el poder masculino, en la misma medida que en las artes el obrero prepara el material que es moldeado por el maestro artesano" (*Summa Theologiae*, 1991, p. 143). Aquino sostiene que el embrión está dotado de un alma vegetativa original, misma que perece cuando da lugar al alma sensible, la cual muere a su vez dejando lugar al alma racional que es directamente enviada por Dios. Cabe notar que los místicos del sufismo islámico sostuvieron ideas similares, como se manifiesta en el siguiente poema:

Morí como el mineral y me transformé en planta
Morí como el vegetal y tomé una forma sensible
Morí como la bestia y porté un vestuario humano
¿Cuándo durante mis muertes me volví más pequeño?

LA EMBRIOLOGÍA DURANTE EL RENACIMIENTO

Durante el Renacimiento, Leonardo da Vinci (1452-1519) realizó una gran contribución al pensamiento embriológico. Leonardo fue quizá el primer pensador moderno que redujo las categorías de la causalidad aristotélica, basada en cuatro principios —material, eficiente, formal y final—, a la causalidad simple basada en la necesidad. Varios contemporáneos de Leonardo practicaron disecciones sobre cadáveres con fines anatómicos; pero sólo Leonardo se planteó las cuestiones del cómo y porqué del cuerpo humano. Los escritos y dibujos embriológicos de Leonardo se encuentran, en su famoso *Tercer cuaderno de notas*, esparcidos entre dibujos de engranes, poleas y bellos dibujos anatómicos. Estos dibujos embriológicos muestran un gran sentido común asociado con una gran capacidad de observación. La capacidad del líquido amniótico para reducir el peso específico del embrión y la función del cordón umbilical fueron claramente establecidas por Leonardo quien introdujo por primera vez medidas cuantitativas del crecimiento embrionario basadas en un punto de vista mecanicista.

Mientras que Aristóteles y Aquino deploraron el monopolio del principio causal basado exclusivamente en la necesidad, Leonardo utilizó este principio con entusiasmo, considerándolo como la única ley natural que gobierna al mundo: "La necesidad es el maestro y guardián de la naturaleza; es la necesidad quien hace las leyes eternas" (Needham, 1934, p. 81).

Tres científicos italianos nacidos en años sucesivos son de gran importancia para el desarrollo de la embriología durante el Renacimiento: Aldrovandus (1522 -c. 1605), Falopio (1523-1562) y Eustaquio (1524-1574). Después de Aristóteles, Aldrovandus fue el primero en examinar huevos de gallina incubados en forma sistemática con el fin de poder describir los estadios sucesivos del embrión. Aldrovandus discute y critica ampliamente los textos de Aristóteles, Galeno y Alberto Magno, y cuentan que para terminar la controversia entre filósofos y médicos, concerniente a las cuestiones de preformación y epigénesis, llevó a cabo la diligente y rigurosa incubación de 22 huevos, para abrirlos en secuencia de uno por día. Después de este experimento, Aldrovandus se pronunció en favor de la doctrina aristotélica de la epigénesis.

Por su parte, Falopio y Eustaquio son más conocidos por sus trabajos anatómicos. Falopio descubrió los conductos que conectan al útero con el ovario (trompas de Falopio) y Eustaquio descubrió el conducto que une a la faringe con el oído medio (trompa de Eustaquio). Sin embargo, ambas estructuras tuvieron una gran influencia sobre ciertas concepciones míticas de la embriogénesis.

EL SURGIMIENTO DE LA EMBRIOLOGÍA CIENTÍFICA

En 1625, el italiano Aromatari (c. 1586-1660), en una obra sobre embriología vegetal, enunció el principio de la preformación por primera vez después de los tiempos de Séneca. Aromatari observó que en los bulbos y semillas de las plantas podían identificarse rudimentos de la planta adulta y concluyó que probablemente en todas las plantas, al igual que en los animales, la forma del embrión está ya toscamente esbozada en la semilla o el huevo. Varios autores de aquel tiempo restablecieron los hechos fundamentales de la embriología a pesar de tener puntos de vista diferentes. Los vitalistas atribuían la causa primaria del desarrollo embrionario a Dios, el *anima mundi* o al alma individual. Por otra parte científicos, como Kenelm Digby (1603-1665), e incluso atomistas, como Highmore (1578-1657) propusieron enfoques naturalistas del desarrollo embrionario. Sin embargo, la contribución fundamental a la embriología del siglo XVII fue hecha por William Harvey (1578-1657) en su obra *La generación de los animales*.

Harvey fue un vitalista convencido y sostuvo que tanto la diferenciación formal como el crecimiento eran manifestaciones de un espíritu immanente. Sostuvo también la mayor parte de las enseñanzas de Aristóteles, en particular la idea de epigénesis, pero amplió este concepto al añadir a la metáfora aristotélica, del maestro cantero que da forma a su material por medio del cincel, la imagen del escultor que crea formas por la adición de puñados de arcilla. Harvey distinguió entre diferenciación sin crecimiento, la cual corresponde a la teoría aristotélica del semen que da forma al catamenio dentro del útero, y diferenciación con crecimiento, que corresponde a la epigénesis propiamente dicha y que se manifiesta, según Harvey, en todos los animales sanguíneos. Su contribución más importante a la teoría embriológica fue el postulado de que todo organismo vivo se desarrolla a partir de un huevo: *omne vivum ex ovo*. Esta hipótesis se basó, por una parte, en el profundo escepticismo de Harvey con respecto a la idea de la generación espontánea y, por otra parte, en los resultados de sus observaciones de pequeños embriones rodeados por su respectivo corión, al cual confundió con el óvulo. De hecho, el folículo ovárico fue descubierto quince años después de la muerte de Harvey y el verdadero óvulo hasta el siglo XIX. El desarrollo del microscopio permitió que Reinier de Graaf (1641-1673) descubriera el folículo ovárico en 1672, pero en aquel entonces fue erróneamente tomado por el verdadero óvulo humano. En 1677, Antoine van Leeuwenhoek (1632-1723) descubrió los espermatozoides.

Los franceses Pierre Gassendi (1592-1655) y René Descartes (1596-1650) intentaron explicar los fenómenos embriológicos como procesos mecánicos de movimiento y presión en el marco de una teoría matemática y geométrica, precursora, de alguna manera, de varias de las teorías morfológicas contemporáneas que serán discutidas en capítulos posteriores. Por la misma época, surgió la embriología atomista, influida por el neoplatonismo y la cábala. En la doctrina de las semillas, elaborada por el sabio Jean Baptiste van Helmont (1580-1644), reaparece la idea de que existen fragmentos de materia dotados de un *aura vitalis* o *Archaeus*. Esta idea se apoya en la teoría neoplatónica de las emanaciones, que propone la existencia de un mundo de ideas y seres (*daemonions* en griego), que corresponden a la representación espiritual de todas las cosas y seres terrenales. También reaparece el antiguo concepto de la correspondencia entre el microcosmos y el macrocosmos, o sea, la existencia de un Adán Protoplastes macrocósmico en el cual están contenidos esencialmente todos los hombres.

La cábala neoplatónica y cristiana del siglo XVII destaca las diferencias entre individuos y establece una conexión con el concepto de preformación el cual tomará gran auge al inicio del siglo XVIII. Según la cá-

bala, la simiente o *aura vitalis*, que corresponde al alma vegetativa propuesta por Aristóteles, no puede dar origen a un ser completo, por lo cual requiere de la participación del *lumen formale et vitale*, —elemento luminoso que proviene en forma directa de Dios—. La idea de que la luz constituye un principio formativo fue desarrollada por Marci de Kronland (1595-1667) en su obra *Idearum operaticum Idea*, publicada en 1634. Este trabajo, dedicado en gran parte a la óptica, también propone una teoría de la embriogénesis. En esta obra se explican los múltiples y complejos desarrollos formales, del huevo hasta el organismo, por medio de la analogía con sistemas de lentes que producen complejos patrones de rayos luminosos a partir de una simple fuente de luz. Marci propone que el poder formativo de la luz irradia desde el centro geométrico del cuerpo fetal, lo cual crea la complejidad diferencial de la forma sin perder nada de su propio poder. Las ideas de Marci estuvieron influidas por el desarrollo de la perspectiva de los artistas italianos y alemanes de los siglos XVI y XVII, trabajos que condujeron al desarrollo de la geometría proyectiva durante el siglo XVIII. Aquí es pertinente mencionar que las principales teorías morfológicas avanzadas, discutidas en capítulos posteriores, se basan en principios geométricos.

De gran importancia para el pensamiento actual en embriología, y demasiado avanzada para su tiempo, es la obra *De Motu Animalium* de Giovanni de Borelli (1608-1679), en la cual la función del semen es comparada a la de un imán que orienta las partículas de hierro en un campo de fuerza magnética. También William Harvey sugirió, en un artículo publicado en 1635, que “después del contacto con el esperma la mujer parece ser afectada en la misma manera que un fragmento de hierro tocado por un imán, efecto que la vuelve prolífica”. Por lo tanto, ambos médicos son precursores de los conceptos embriológicos modernos que proponen la existencia de campos morfogenéticos.

En 1647, John Mayow (1640-1679) publicó un tratado sobre la respiración del feto, en el cual restableció la vieja idea hipocrática de que el feto respira por medio del cordón umbilical. Sus ideas, apoyadas en el concepto moderno de la reabsorción de los gases y su trabajo, al igual que el de Robert Boyle, representan una importante contribución a la química del siglo XVII. Sin embargo, la influencia más intensa e inmediata sobre la embriología del siglo XVII fue la obra de Marcello Malpighi (1628-1694), quien en su tratado *De Ovo Incubato*, publicado en 1672, describe e ilustra detalladamente sus observaciones microscópicas de huevos de gallina recién fertilizados, los cuales muestran invariablemente formas discernibles y diferenciadas. Estas observaciones ocasionaron que Malpighi adoptara una postura preformacionista a pesar de que él mismo reconoció que el desarrollo de las partes del embrión no es si-

multáneo y que muestra diferentes índices de crecimiento. Asimismo sostuvo que durante el proceso de incubación sólo se desarrolla la forma y ocurre la diferenciación de partes que ya están presentes en el huevo fertilizado.

El problema de las observaciones de Malpighi es que fueron realizadas en Italia durante un cálido mes de agosto, por lo cual los huevos de gallina fertilizados transitaban por el oviducto a temperatura elevada y esto ocasionó el aceleramiento del proceso de gestación. Por lo tanto, los huevos colectados por Malpighi mostraron, en todos los casos, evidencia del inicio de la morfogénesis embrionaria. De todas maneras, las observaciones de Malpighi sobre los estadios tempranos del embrión de pollo fueron de gran calidad científica y apoyaron su moderada posición preformacionista. Sin embargo, en Holanda, Swammerdam (1637-1680) reportó haber observado una mariposa madura dentro de la crisálida, por lo cual concluyó que la mariposa ya se encontraba escondida (*larvatus*) en el interior del gusano, y por consiguiente, también en el interior del huevo. Jan Swammerdam amplió su teoría y sugirió que:

[...] en la naturaleza no hay verdadera generación, tan sólo propagación y crecimiento de partes. Todos los humanos ya estaban presentes en los órganos reproductores de Adán y Eva y de esta manera se explica por qué heredamos el pecado original de nuestros primeros padres. Por lo tanto, cuando se agoten las existencias de óvulos, la raza humana dejará de existir.

A pesar de sus extrañas teorías, Swammerdam hizo valiosas contribuciones a la biología; en particular, en su trabajo sobre los anfibios, describió la invaginación y subsecuente segmentación del huevo fertilizado. En 1684, se reportó la observación de embriones minúsculos dentro de huevos sin fertilizar y, para fines del siglo XVII, miembros del clero y el público en general empezaron a considerar la idea de la preformación con todas sus implicaciones filosóficas y religiosas, ya que esta idea parecía satisfacer de cierta manera las expectativas del pensamiento de aquella época.

En 1722 fue publicado, en forma póstuma, un libro magníficamente ilustrado sobre el desarrollo del pollo (*Observations sur la formation du poulet où les divers changements qui arrivent à l'oeuf à mesure qu'il est couvé sont exactement expliqués et représentés en figures*), escrito por el cirujano francés Antoine Maître-Jan. En esta obra se aclara que las observaciones de Malpighi fueron erróneas debido a un desarrollo embrionario acelerado causado por el calor del verano italiano. Maître-Jan desmantela el argumento preformacionista de Malpighi y propone en su lugar que el desarrollo embrionario es un proceso epigenético. A pesar

de esto, la idea preformacionista continuó en boga durante el siglo XVIII y fue apoyada por los trabajos de Andry, Delenpatius y Gautier, que continuando en la línea de Leeuwenhoek, pretendieron haber visto en el microscopio minúsculos seres humanos (homúnculos) en el interior de los espermatozoides. Es más, dichos autores sostuvieron haber visto caballitos, burritos y gallitos dentro de los respectivos espermatozoides de dichas especies. Varias obras, publicadas a fines del siglo XVII y principios del siglo XVIII, contienen dibujos que muestran homúnculos, con los miembros extendidos o en posición fetal, ubicados en el interior de los espermatozoides.

El descubrimiento de los espermatozoides hecho por Leeuwenhoek dio origen al "homonculismo" o "animaliculismo". Por otra parte, el descubrimiento del folículo ovárico, por entonces confundido con el verdadero óvulo por De Graff, dio origen al "ovismo". A pesar de que ningún investigador reportó haber observado embriones humanos dentro del folículo ovárico, la teoría de la preformación ovista tuvo notables simpatizantes en Malpighi, Swammerdam, Bonnet, Haller, Vallisineri, Spallanzani y otros más. Todos ellos sostuvieron que el embrión está preformado en el óvulo y que el cuerpo de Eva contenía ya todos los embriones humanos que nacerían a través de los siglos. El animaliculismo tuvo menos seguidores que el ovismo, aunque algunos de éstos fueron científicos de renombre como Leeuwenhoek, Leibniz y el cardenal Polignac.

La controversia entre ovistas y animaliculistas comprometió a un gran número de sabios y ocupó un lugar prominente en el pensamiento científico del siglo XVIII, a pesar de que el debate entre preformación y epigénesis era más fundamental para el desarrollo de la embriología. El conde de Buffon (1707-1788) fue una gran figura independiente que tomó parte en estos debates. Sostuvo, en contra de ovistas y animaliculistas, la vieja idea de Empédocles en el sentido de que el feto puede haber sido originado ya sea por el óvulo o el semen, pero que el feto es modelado con forma humana durante la gestación por el organismo materno.

Después de Maître-Jan fue J. T. Needham (1713-1781) uno de los más importantes difusores de la idea de la epigénesis. Needham estuvo interesado en la posible generación espontánea de organismos microscópicos, y su adopción de la hipótesis de una fuerza vital vegetativa, propuesta en *La Monadología* de Leibniz, contribuyó a fundamentar la asociación entre epigénesis y vitalismo. En su *Ideé Summaire*, publicada en 1776, escribió:

las numerosas inconsistencias que existen en la opinión de que hay gérmenes preexistentes, aunadas con la imposibilidad de explicar a partir de estas ideas el nacimiento de monstruos e híbridos, me condujo a aceptar el antiguo sis-

tema de la epigénesis, que es el mismo de Aristóteles, Hipócrates y todos los filósofos de la Antigüedad, al igual que de Francis Bacon y otros más.

Pierre-Louis Moreau de Maupertuis (1698-1759) apoyó la postura epigenética al establecer una analogía entre la formación del feto y el fenómeno conocido como *Arbor Dianae*, descrito por los alquimistas y que consiste en un proceso de coagulación con forma arborescente que resulta al mezclar plata, sales de nitrato sublimadas, mercurio y agua. K. F. Wolff (1733-1794) fue el representante más importante de la teoría epigenética durante el siglo XVIII. En 1759 Wolff publicó su obra *Theoria Generationis*, en la cual presenta un elegante argumento filosófico en favor de la epigénesis a partir del concepto de la existencia de "mónadas" propuesto por Leibniz. Wolff dota a estas hipotéticas mónadas de una fuerza inherente: *la vis essentialis*. Argumenta que si fuera el caso de que los organismos ya preexisten y, por lo tanto, todos los órganos y miembros están ya presentes en el espermatozoide, aunque invisibles debido a su tamaño; entonces, éstos deberían aparecer perfectamente formados y completos en el momento en que se hacen visibles. Sin embargo, en el caso de que órganos y miembros no estén preformados, entonces debe observarse el proceso de transformación de estos órganos y miembros hasta que alcanzan su forma madura. Wolff realizó cuidadosas observaciones microscópicas de los tallos de plantas en desarrollo y pudo corroborar la ausencia de hojas, retoños y demás órganos que emergen en forma posterior. También observó que cuando estos órganos empiezan a tomar forma se manifiestan como simples prominencias e hinchazones en los tejidos no diferenciados.

Posteriormente, Wolff publicó observaciones similares con respecto a la aparición gradual de nuevos órganos y vasos sanguíneos en el embrión de pollo. Esto suscitó la oposición de Albrecht von Haller (1708-1777), uno de los naturalistas más influyentes del siglo XVIII. Inicialmente, von Haller había sido partidario de la epigénesis pero por razones filosóficas se convirtió al preformacionismo que, junto con el ovismo, constituía la teoría embriológica dominante. Sin embargo, von Haller hizo importantes contribuciones a la embriología, sobre todo por haber introducido métodos cuantitativos y comparativos para establecer el índice de crecimiento embrionario. No obstante, von Haller sostuvo que el embrión de pollo se encontraba en un estado muy fluido en sus estadios tempranos y por esta razón no era posible detectar las estructuras preformadas. Wolff contraatacó presentando una descripción de la formación de las membranas de la yema o vitelo del huevo y su gradual vascularización. Pero von Haller argumentó que los vasos ya estaban preformados y que era la posterior entrada de la sangre en los mismos lo que los volvía

visibles al dotarlos de color. A continuación, Wolff publicó *De Formatione Intestorum* en 1768, donde demostró que el intestino del pollo se forma por medio de un plegamiento y retracción de una lámina de tejido desprendida de la cara ventral del embrión. Los pliegues producen un ducto que posteriormente se transforma en un verdadero conducto cerrado. Por lo tanto, el intestino no estaba preformado como sugería von Haller y, en consecuencia, Wolff propuso que lo mismo sucedía con los demás órganos. Con base en estas observaciones, Wolff desarrolló una teoría general del desarrollo epigenético de los órganos y la hizo extensiva a la formación del tubo neural, inicio del desarrollo del sistema nervioso central. Sin embargo, von Haller planteó una nueva, y más severa, objeción a la teoría epigenética al preguntar cómo era posible que la supuesta *vis essentialis*, propuesta por Wolff, fuera capaz de hacer brotar un pollo del huevo de pollo o un pavorreal de un huevo de pavorreal, a pesar de tratarse de una fuerza única. De esta manera, von Haller trajo a colación el problema de la herencia, entendido hasta principios del siglo XX cuando se redescubrieron las leyes originalmente descritas por Mendel en 1866.

A pesar de su gran calidad científica, el trabajo de Wolff tuvo una limitada influencia sobre la embriología del siglo XVIII, ya que las ideas y objeciones de von Haller eran más acordes y representativas del pensamiento del siglo XVIII. Sin embargo, el trabajo de Wolff influyó sobre J. F. Blumenbach (1752-1840), quien originalmente era partidario del preformacionismo, pero en su tesis, "Über den Bildungstrieb", publicada en 1789, reformuló el concepto de *vis essentialis*, transformándolo en el llamado *nisus formativus* que Blumenbach imaginó como una fuerza activa y constante que moldea y da forma a los organismos vivos. El gran filósofo alemán Emanuel Kant menciona en su *Crítica del juicio* las ideas de Wolff y Blumenbach, más tarde se pronunciaría en favor de la teoría epigenética.

EMBRIOLOGÍA Y ROMANTICISMO

A fines del siglo XVIII, el gran poeta, filósofo y científico alemán J. W. Goethe (1749-1832) desarrolló sus notables y originales ideas sobre la morfogénesis y la metamorfosis. Previamente, el filósofo Herder (1744-1803), amigo de Goethe, había refinado las ideas de Aristóteles y Tomás de Aquino concernientes a la aparición consecutiva de las almas vegetativa, sensible y racional durante la embriogénesis. A partir de esto, Johann Gottfried von Herder desarrolló la hipótesis de un proceso evolutivo que involucra a todos los organismos, desde las plantas hasta los animales y el hombre. Esta hipótesis sería la precursora de las ideas de

Charles Darwin. Goethe fue influido por la hipótesis de Herder y también por el sistema de clasificación botánica desarrollado por Carl von Linné (1707-1778), el cual, en opinión de Goethe, conducía a la fragmentación del orden natural.

En su obra *Sabiduría y experiencia*, Goethe propone lo siguiente:

[...] cuando las sanas facultades naturales del hombre cooperen en su totalidad, cuando el hombre perciba al mundo que lo rodea como una totalidad vasta, digna y bella, cuando esta sensación de armonía se traduzca en un estado de puro y libre deleite; entonces el universo, en caso de estar dotado de sensibilidad, exultará con una sensación de logro y admiración ante la gloria de su propia esencia evolutiva.

Aquí Goethe se manifiesta diametralmente opuesto a las tendencias reduccionistas y fragmentarias de la ciencia moderna, pues se proponía explicar lo más simple a partir de lo más desarrollado. Para este pensador lo simple representa un elemento limitado que deriva de algo más completo o perfecto, por lo tanto, no es posible explicar la complejidad del todo a partir de las características de las entidades simples. Asimismo consideró inadecuado buscar relaciones causales de tipo mecánico en el desarrollo morfogenético de las plantas y propuso que era necesario conocer, el concepto o la idea (el *logos*) y la necesidad que conducen al desarrollo morfológico de un organismo en particular. Para Goethe la planta arquetípica no es sólo un concepto, sino un concepto (*logos*) que puede ser percibido intuitivamente en todas y cada una de las plantas. Así, describe a la planta arquetípica como la hoja que se expande desde el nodo y de nuevo se contrae en su punto central. El principio de la contracción se manifiesta en la semilla y en la yema o brote del retoño e interactúa rítmicamente con la expansión manifiesta en la hoja y el tallo.

El concepto de la planta arquetípica permite reconocer a cada planta como una expresión específica de este principio, pero también permite imaginar plantas que aunque no existen pueden potencialmente existir. De este modo, Goethe fue capaz de explicar la extraña propagación de la planta *Bryophyllum* que genera nuevas plantas a partir de las puntas de sus hojas —puntos de contracción que en este caso son equivalentes a las semillas—, y pudo predecir el fenómeno de la rosa secundaria que crece a partir de un retoño previo.

Durante el resto de su larga vida, Goethe intentó encontrar el arquetipo correspondiente para el reino animal. En 1796 publicó un *Esbozo de anatomía comparada*, en el cual estableció que las vértebras son el eslabón morfológico entre el predominio del cuerpo en el animal y el predominio del cráneo-cerebro en el hombre. A partir de estas ideas, fue

capaz de descubrir el hueso intermaxilar en el hombre y reconoció que varios huesos craneales corresponden a vértebras modificadas. Sin embargo, su contribución mayor a la comprensión de los fenómenos naturales no se basa en sus descubrimientos materiales, sino en la postulación de un método que él llamó “discernimiento intuitivo” o “juicio contemplativo”, el cual aspira a percibir y experimentar la totalidad del organismo observado. En el siglo xx algunos célebres embriólogos y genetistas, como Paul Weiss y Conrad Waddington, han reintroducido ciertas ideas de Goethe en los conceptos modernos de organización y estructura jerárquica de los organismos, así como el concepto de “competencia”—capacidad de los tejidos embrionarios para responder de manera específica a señales inductoras de procesos morfogenéticos.

III. LA EMBRIOLOGÍA MODERNA

EVOLUCIÓN Y GENÉTICA

LAS LÍNEAS DE PENSAMIENTO dominantes en la biología contemporánea se basan en teorías propuestas por Mendel y Darwin en pleno siglo XIX. La cuestión de la evolución biológica se inicia formalmente con la publicación, en 1809, de la *Philosophie Zoologique* del francés J. B. Lamarck (1744-1829), obra en la cual se asocia, por primera vez, el concepto de evolución con nuevas teorías del crecimiento, diferenciación y reproducción de los organismos. Lamarck propone los siguientes postulados:

- 1) La naturaleza tiende a incrementar el tamaño de los organismos vivos hasta un límite predeterminado.
- 2) La creación de nuevos organismos es provocada por nuevas necesidades.
- 3) El grado de desarrollo de un nuevo órgano es proporcional a su grado de utilidad.
- 4) Todo carácter adquirido por un individuo es transmitido a la progenie.

Erasmus Darwin, abuelo de Charles Darwin, sostuvo ideas similares a las de Lamarck y propuso que los cambios ambientales de orden general son responsables de los cambios hereditarios.

Charles Darwin (1809-1882) publicó, en 1859, su obra *Sobre el origen de las especies*, sustentada en meticulosas observaciones realizadas durante su viaje de cinco años por Sudamérica y las islas del Pacífico Sur. Darwin reflexionó, por más de veinte años, acerca de estas observaciones que mostraban importantes correlaciones entre las variaciones geológicas y geográficas y las variaciones de flora y fauna. La obra del economista Thomas Malthus (1766-1834), *Ensayo sobre el principio de población*, tuvo una importante influencia sobre el pensamiento de Darwin. En dicha obra se predice una lucha mundial por la subsistencia como consecuencia del aumento progresivo de la población humana de acuerdo con una escala de progresión geométrica, lo que resulta en una sobrepoblación que rebasa la capacidad de la Tierra para generar alimentos. Por esta razón el título completo del famoso libro de Darwin es *Sobre el origen de las especies por medio de la selección natural, o la preservación de*

las razas favorecidas en la lucha por la existencia. Darwin estaba advertido de que la teoría de la evolución de las especies, por medio de la selección natural, depende de que exista un potencial de variación suficiente en la vasta gama de organismos. Por lo tanto, también comprendió que la teoría de la herencia basada en la mezcla y fusión de los caracteres orgánicos por aquel entonces la más aceptada, conducía en forma inevitable a una reducción en las variaciones y a un incremento en la uniformidad de las especies. El problema de la herencia, o sea, la cuestión de por qué la progenie se parece a los progenitores, fue un problema que Darwin no pudo resolver. De hecho, terminó por aceptar, casi en los mismos términos que Lamarck, la idea de que los progenitores pueden transmitir a su progenie los caracteres adquiridos durante el transcurso de su vida (Darwin, 1968, p. 37 de la Introducción de J. W. Burrow; Denton, 1988, pp. 65-67).

Gregor Mendel (1822-1884) publicó en 1866 su trabajo en donde se enuncian, por vez primera, las leyes básicas que rigen la transmisión de la herencia genética. Sin embargo, este trabajo permaneció prácticamente ignorado durante el resto del siglo XIX. Mendel realizó, durante varios años, cuidadosos experimentos de crecimiento e hibridación de plantas de chícharo para establecer que la herencia es transmitida por un número considerable de factores independientes. Mendel observó que cuando cada progenitor contribuye con el mismo tipo de factor, se produce un carácter que es constante en la progenie. Por otra parte, cuando cada progenitor transmite un factor distinto, se produce un híbrido que porta las características (fenotipo) propias del factor dominante. Cuando el híbrido tiene progenie, estos dos factores —dominante y recesivo— son liberados y producen en la progenie el fenotipo característico de los factores dominante y recesivo en proporción de 3:1, respectivamente.

Los experimentos de Mendel consistieron en realizar cruza entre chícharos con semillas amarillas y chícharos con semillas verdes. En la primera generación de esta cruce (F_1), se encontró que todos los híbridos resultantes tenían las semillas amarillas. Sin embargo, en la segunda cruce entre híbridos (F_2), reaparecieron las características de ambas plantas progenitoras originales, estas características se manifestaron en proporción de 75% y 25%, o 3:1, en las plantas resultantes. Por lo tanto, el color de las semillas estaba controlado por un “factor” transmitido a la progenie por medio de los gametos (células germinales). Estos factores, hoy en día conocidos como “genes”, pueden ser transmitidos sin que se mezclen con otros genes. Mendel postuló que cada factor puede ser segregado en el organismo híbrido dentro de gametos diferentes para luego ser distribuido entre la progenie del híbrido. Este postulado es conocido en la actualidad como “ley o principio de segregación de los genes”.

Mendel encontró que las plantas con semillas de color amarillo, presentes en la generación F_2 , tenían una constitución genética diversa ya que un tercio de las plantas F_2 con semillas amarillas siempre produjeron nuevas plantas con semillas amarillas, mientras que los otros dos tercios produjeron plantas con semillas amarillas y plantas con semillas verdes en proporción de 3:1. Cuando las plantas F_2 con semillas verdes fueron cruzadas entre sí, siempre dieron origen a plantas con semillas verdes, estas plantas constituyen una cepa pura con respecto al gen *semilla verde*.

En la Fig. III.1, la letra *A* designa al gen que corresponde al carácter amarillo y la letra *a* designa al gen correspondiente al carácter verde. En la primera generación (F_1) ambos genes *A* y *a* están presentes pero sólo se manifiesta el carácter que depende del gen *A* que es considerado *dominante*, mientras que el carácter del gen *a* permanece oculto, por lo que se le denomina *recesivo*. En el híbrido F_1 ambos genes son segregados y se incorporan a gametos diferentes. La mitad de los gametos contiene al gen *A* y la otra mitad al gen *a*. Cada individuo produce dos tipos de gametos en cada sexo y, por lo tanto, existen cuatro combinaciones diferentes en la generación F_2 . Lo anterior da como resultado la proporción 1:2:1 que corresponde a 25% de plantas con semillas amarillas puras (*AA*), 50% de plantas con semillas amarillas híbridas (*Aa*) y 25% de plantas con semillas verdes puras (*aa*).

Los resultados de Mendel pueden ser explicados en términos del comportamiento de los cromosomas y los genes, ya que los genes presentes en los cromosomas se encuentran en pares denominados *alelos*. En cada cromosoma homólogo el gen para un carácter en particular se localiza en un sitio específico denominado *locus* (*loci* en plural). Así, los individuos que contienen dos alelos similares se llaman homocigóticos (ej.: *AA* o *aa*); y aquellos que contienen alelos diferentes se denominan heterocigóticos (ej.: *Aa*).

En 1911, Johanssen propuso el término *genotipo* para referirse a la constitución genética de un individuo, y el término *fenotipo* para denominar los caracteres visibles mostrados por un individuo. Por ejemplo, en el caso de los chícharos con semillas verdes o semillas amarillas, se producen dos fenotipos en la generación F_2 : plantas con semillas amarillas y plantas con semillas verdes en proporción 3:1. Sin embargo, de acuerdo con la constitución genética existen tres diferentes genotipos en la generación F_2 : *AA*, *Aa* y *aa*, en proporción 1:2:1. El fenotipo incluye todas las características de un individuo que son consecuencia de la expresión de genes como, por ejemplo; color de ojos, calvicie, grupo sanguíneo, etc. En el caso de algunas plantas que muestran individuos con flores rojas o con flores blancas (ej.: *Mirabilis jalapa*), es posible

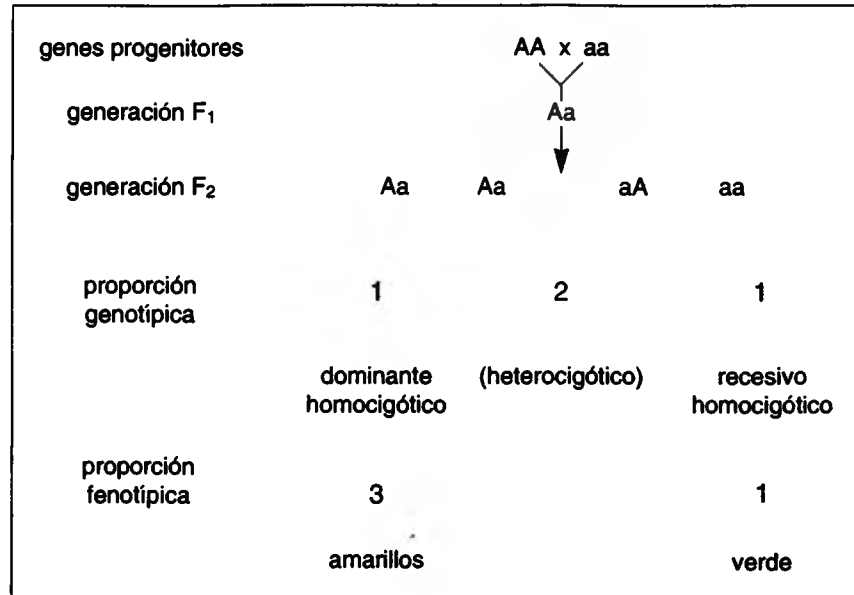


FIGURA III.1

encontrar en la generación F₂ tres tipos de fenotipo: hojas rojas, hojas rosas y hojas blancas, que corresponden a los tres posibles genotipos. Este fenómeno se debe a una dominancia incompleta ya que la regla de la dominancia o recesividad de un carácter no siempre es satisfecha; la dominancia de un carácter genético puede ser completa en la mayoría de los casos pero incompleta en otros. Cuando ocurre la presencia de una mezcla de características genéticas, como en el caso de *Mirabilis jalapa*, se habla de una "herencia intermedia". Debido a que todos los organismos contienen varios factores hereditarios —genes—, es inevitable cierto grado de hibridación y, por lo tanto, el potencial de variación orgánica se vuelve casi ilimitado.

El redescubrimiento de las leyes de Mendel, hecho a principio del siglo XX en forma independiente por De Vries en Holanda, Correns en Alemania y Tschermak en Austria, permitió el surgimiento de la genética y el reforzamiento de la teoría de la selección natural propuesta por Darwin. Hacia 1874, Ernst Haeckel (1834-1919), gran admirador de Darwin, introdujo la idea de la evolución en el campo de la embriología y resucitó el concepto de la "recapitulación" —previamente sugerida en los trabajos de Meckel, Séures y von Baer—. Haeckel formuló la "ley biogenética fundamental", según la cual la ontogenia, —proceso de desarro-

llo a partir del óvulo fertilizado hasta el organismo adulto— constituye una recapitulación de la filogenia —proceso histórico-biológico de la evolución de la especie a la cual pertenece el individuo en particular—. Sin embargo, en la actualidad se sabe que la ontogenia no corresponde a una recapitulación de la filogenia, aunque las ideas de Haeckel todavía inspiran ciertas interpretaciones de la embriogénesis.

INICIO Y DESARROLLO DE LA EMBRIOLOGÍA EXPERIMENTAL

A fines del siglo XIX resurgió la controversia entre preformación y epigénesis, como consecuencia de la difusión de la teoría del plasma germinal, o germoplasma, propuesta por el zoólogo alemán August Weismann (1834-1914). Advertido de que la supuesta herencia de los caracteres adquiridos constituía una profunda inconsistencia en el esquema darwiniano, Weismann propuso, con base en sus estudios con insectos, que en todo embrión existe un "germoplasma", separado del resto del embrión que constituye el cuerpo o "somatoplasma". El somatoplasma muere al terminar el periodo de vida del organismo, pero el germoplasma es transmitido de generación en generación. Según esta teoría, el somatoplasma no puede tener ninguna influencia sobre la información hereditaria presente en el germoplasma. Esta barrera prohíbe que la información pase del somatoplasma hacia el material hereditario presente en las células germinales (germoplasma). Un corolario de esta teoría proponía que los fragmentos, en los cuales se divide el núcleo del óvulo fecundado (cigoto) durante la división celular, están separados entre sí en forma similar a los fragmentos de un mosaico y, por lo tanto, se desarrollan en forma independiente aunque con armonía para dar lugar al organismo maduro. Weismann denominó "primordios" a estos fragmentos que hoy llamamos cromosomas, y consideró que estos constituían los elementos que dan origen a órganos y tejidos. Esta notable hipótesis basada en la intuición precedió en casi cincuenta años al descubrimiento y comprensión del papel de los cromosomas en la transmisión de la herencia.

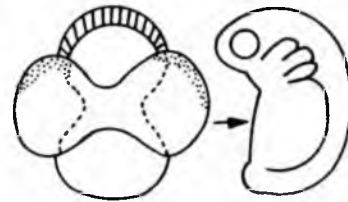
Wilhelm Roux (1850-1924), quien trabajaba como anatomista en la Universidad de Breslau (hoy Wroclaw), decidió poner a prueba la teoría de Weismann que sugería la predicción de que un embrión en estadio bicelular temprano debería contener la mitad del futuro individuo en cada una de las dos células (blastómeras o blastómeros) que definen dicho estadio bicelular. Por lo tanto, la eliminación de una de las dos células provocaría que la célula restante diera origen a la mitad de un organismo. En 1888, Roux realizó este histórico experimento con un embrión de rana en estadio bicelular y logró destruir solamente una de las dos célu-

las por medio de una microaguja caliente. El resultado del experimento mostró que la célula sobreviviente dio origen a un renacuajo mutilado. Este experimento pareció confirmar la idea de que cada blastómera contiene la mitad de la información y material necesarios para producir una rana íntegra. Este resultado fue considerado como sólida prueba de la teoría de Weismann y dio gran apoyo al punto de vista preformacionista. Sin embargo, algunos investigadores dudaron de la validez de esta prueba y señalaron que la célula destruida por el calor permaneció unida a la célula sobreviviente por lo cual podía afectar negativamente el desarrollo de esta última.

Diversos investigadores realizaron múltiples experimentos con el fin de separar las dos células de un embrión bicelular, hasta que Hans Driesch (1807-1941) lo consiguió en 1891. Driesch utilizó la técnica de centrifugación para separar las dos blastómeras de un embrión bicelular de erizo marino suspendido en agua de mar. Luego procedió a incubar ambas células en forma independiente con el resultado de que cada célula originó una larva íntegra de erizo marino. Más tarde, logró separar las cuatro células de un embrión más avanzado y obtuvo un animal completo, aunque de talla pequeña, de cada una de las células. Driesch también demostró que era posible obtener un embrión entero de gran tamaño por medio de la fusión de dos cigotos (Fig. III.2). El espectacular surgimiento de un embrión íntegro a partir de un subfragmento fue un resultado contrario al preformacionismo que dominaba en la embriología.

Hans Spemann (1869-1941) continuó la línea de investigación iniciada por Roux y Driesch, con el fin de probar o refutar la teoría del desarrollo en mosaico propuesta por Weismann. Spemann utilizó un ele-

FIGURA III.2 *Fusión de dos cigotos de tritón sobrepuestos en cruz en el estadio bicelular (dos blastómeras). La creciente pigmentada de uno de los cigotos (zona punteada) se encuentra repartida entre las dos blastómeras (primer plano de segmentación en sentido del plano de simetría). La creciente pigmentada del otro cigoto (zona rayada) está contenida en la blastómera dorsal (primer plano de segmentación perpendicular al plano de simetría). La continuidad obtenida de esta manera permite la formación de un blastoporo único y el subsecuente desarrollo de un embrión único y gigante.*



gante recurso experimental para dividir por la mitad el cigoto de una salamandra tritón: un cabello de bebé amarrado a lo largo del diámetro del cigoto. Spemann observó que la mitad que contiene el núcleo del cigoto comienza a desarrollarse, pero cuando la sustancia nuclear se desliza hacia la otra mitad, esta última también se desarrolla dando lugar a un tritón completo. Spemann notó que este fenómeno ocurre solamente cuando el amarre hecho al cigoto pasa sobre un segmento de color más oscuro conocido como “creciente gris”, mismo que aparece en la superficie del cigoto antes de la primera bipartición (segmentación). Sin embargo, cuando el amarre desplaza la creciente gris exclusivamente hacia un hemisferio del cigoto, entonces la mitad que carece de creciente gris se divide y subdivide produciendo una masa amorfa y desorganizada denominada “pieza ventral” porque consta del hígado, pulmones, células intestinales y otros elementos abdominales pero sin presencia de esqueleto axial, sistema nervioso o patrón estructural.

En un principio, el descubrimiento de la importancia de la creciente gris durante el desarrollo del tritón generó una nueva teoría de predeterminación de la estructura embrionaria. Sin embargo el propio Spemann había advertido que la creciente gris desaparece tan pronto como se inicia la multiplicación de células embrionarias y que, dicha estructura sólo se presenta en ciertos tipos de salamandra. De hecho, el desarrollo normal de los cigotos de anfibio procede de la siguiente manera: el óvulo fertilizado se divide en dos, luego en cuatro, luego en ocho células, etc., hasta formar un agrupamiento celular denominado mórula, la cual se transforma posteriormente en una esfera “hueca” llena de líquido, denominada blástula. A continuación, la blástula desarrolla una indentación que se vuelve una invaginación que progresa hasta formar una estructura similar a un cáliz, denominada gástrula, que consta de una capa interna y una capa externa que se traslapan al pasar por un pequeño orificio llamado blastoporo. El blastoporo se sitúa exactamente por debajo de la región previamente ocupada por la creciente gris (véase Fig. I.2).

En 1924, Spemann e Hilde Mangold realizaron una serie de refinados experimentos con los cuales demostraron la capacidad organizadora del blastoporo. Estos investigadores tomaron un fragmento de la gástrula de salamandra, procedente de la región situada por encima del blastoporo, el cual normalmente da origen a la piel del vientre, y lo trasplantaron en la región situada por debajo del blastoporo de otra gástrula de salamandra, región que normalmente se transforma en tejido nervioso. El resultado de este trasplante mostró que las células que debieron formar la piel del vientre se transformaron en tejido nervioso. Cuando se realizó el trasplante en el sentido inverso, las células que forman tejido nervioso se transformaron en piel.

En otros experimentos, Spemann y Mangold implantaron la región del blastoporo de una gástrula de salamandra albina en una larva de salamandra oscura. La larva oscura continuó su desarrollo pero el blastoporo implantado organizó las células circundantes para formar un embrión gemelo de la larva oscura, dotado de sistema nervioso y estructuras axiales. Por lo tanto, Spemann denominó "organizador" al blastoporo, pero sin sugerir que dicha estructura controla la totalidad del proceso de desarrollo. En realidad, Spemann sugirió que durante el desarrollo embrionario se suceden una serie de regiones sub-organizadoras que van organizando gradualmente la formación del embrión (Fig. III.3).

Organizadores similares al descubierta en la salamandra, fueron descritos en muchos otros tipos de vertebrados. En todos los casos, el principio organizador parece ser el responsable de establecer el eje principal del embrión y también de moldear tejidos y órganos de aparición más tardía, para así conformar la estructura del organismo. Por lo tanto, el organizador pareció constituir el principio epigenético por excelencia; la siguiente cuestión fue establecer la naturaleza de este principio. La hipótesis inmediata consistió en sugerir que las células del blastoporo podían generar procesos dinámicos o metabólicos que inducen la diferenciación celular. Sin embargo, en 1932 Conrad Waddington y J. Holtfreter demostraron en el embrión de pollo y en el embrión de tritón, respectivamente, que las células del blastoporo eran capaces de inducir el desarrollo embrionario a pesar de haber sido muertas por un tratamiento térmico. Estos resultados motivaron la búsqueda de sustancias químicas que pudieran actuar como organizadores.

Varios grupos de investigadores procedieron a purificar sustancias obtenidas del tejido del blastoporo y a ensayar con ellas para establecer su capacidad organizadora. Los resultados mostraron que muchas sustancias tienen un poder organizador sobre el embrión. En 1934 Jean Brachet, Joseph Needham y Waddington, demostraron que el colorante azul de metileno, compuesto artificial y, por lo tanto, ausente en el embrión, es capaz de inducir la formación de tejido nervioso en el embrión de tritón, por lo cual, pareció ser refutada la hipótesis de la existencia de una sustancia organizadora única. Waddington propuso que el verdadero principio de diferenciación consiste en la "competencia" (capacidad) de un tejido para responder a un estímulo diferenciador.

La existencia de gradientes de morfógenos ha sido propuesta desde hace casi cincuenta años como una alternativa para explicar cómo es posible que las células indiferenciadas, presentes en la blástula original, vayan adquiriendo identidades específicas durante el proceso de desarrollo. Sin embargo, los investigadores continúan eludiendo la identificación de tales morfógenos.

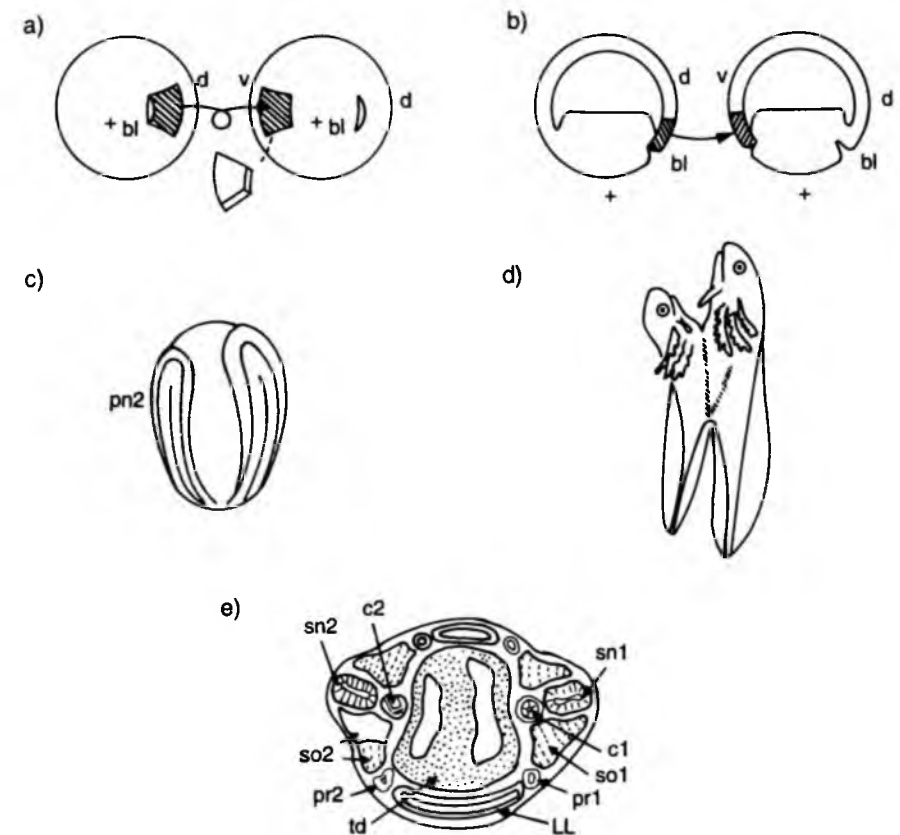


FIGURA III.3 Inducción de un embrión secundario. a) injerto del labio dorsal del blastoporo (bl) de una gástrula en la cara ventral (v) de otra gástrula previa eliminación de un fragmento ectodérmico. b) El mismo experimento mostrando a las gástrulas en corte sagital de acuerdo con su plano de simetría bilateral. bl: blastoporo; d: cara dorsal; v: cara ventral; +: polo vegetativo. c) Doble nérula que resulta del experimento anterior. pn2: placa neural secundaria ventral. d) Larva doble en el momento de la eclosión. e) Corte transversal de un embrión doble en estado avanzado. c1 y c2: cordas primaria y secundaria; LL: lámina lateral; pr1 y pr2: pronefros primario y secundario; sn1 y sn2: ejes nerviosos primario y secundario; so1 y so2: somitas primaria y secundaria; td: tubo digestivo con dos cavidades. Los tejidos que derivan del injerto original se indican con líneas oblicuas.

En años recientes, una serie de observaciones experimentales parecieron sugerir que las proteínas activina y folistatina, esta última con afinidad para unirse con la activina, podían tener un papel muy importante en la inducción del mesodermo y el tejido neural (nervioso). La mayor parte de estos experimentos fueron realizados con embriones tempranos del sapo *X. laevis*, en los cuales el tratamiento de tejido ectodérmico con activina provoca la formación de células mesodérmicas. Por otra parte, en este sistema la inhibición de la activina, debida al acoplamiento de esta proteína con un exceso de folistatina, provoca diferenciación del tejido neural. Es un hecho que la activina está ya presente en el citoplasma del cigoto de *X. laevis* y que la folistatina parece ser producida por células que pertenecen a la región correspondiente al blastoporo u "organizador de Spemann", fuente aparente de señales inductoras del tejido neural. Sin embargo, experimentos reportados en 1995 (Matzuk *et al.*, 1995) demuestran, en forma contundente, que ni la activina ni la folistatina son necesarias para la formación del mesodermo, ni tampoco participan en la inducción de diferenciación del tejido neural en vertebrados superiores como los ratones. Así, la naturaleza e identidad de las supuestas señales específicas producidas por el "organizador de Spemann", capaces de inducir la formación del mesodermo y la diferenciación del tejido neural, continúan siendo objeto de controversias. De hecho, como ya fue mencionado, Conrad Waddington muchos años atrás, propuso que el verdadero principio de diferenciación consiste en la "competencia" (capacidad) de un tejido para responder a un estímulo diferenciador, independientemente de la naturaleza específica del estímulo. Esto hizo recordar experimentos realizados en 1913 que demostraron que el desarrollo embrionario de vertebrados inferiores podía ser iniciado por partenogénesis (en ausencia de espermatozoides), gracias a la simple estimulación mecánica de los óvulos con una aguja o por medio de un tratamiento térmico.

Entre 1994 y 1995 se han reportado observaciones que sugieren que la proteína *Sonic hedgehog* (Shh), producto de la expresión del gen *Shh*, es capaz de activar la transcripción de varios genes de una manera que depende de la dosis de esta proteína (Condorci et Ingham, 1995; Tanabe *et al.*, 1995). Al parecer, la aparición de esta proteína *in vivo* ocurre en el lugar (la notocorda) y el tiempo adecuado para inducir la formación de la llamada placa del piso del tubo neural y la aparición de neuronas motoras, situación que hace de esta proteína un candidato a la categoría de morfógeno. No obstante, en experimentos realizados *in vitro* con explantes embrionarios, se observó que la inducción de la placa del piso del tubo neural solamente ocurre cuando existe contacto directo entre la notocorda y la región ventral del tubo neural, mientras que la inducción de

las neuronas motoras sólo requiere la presencia de la proteína Shh en el medio donde se cultivan explantes de la placa neural. Estos resultados han sido interpretados como una inducción diferencial mediada por diferentes concentraciones de la proteína Shh. Experimentos *in vitro* sugieren que la proteína Shh en concentraciones de 5 nanomolar induce la aparición de la placa del piso en explantes del tubo neural, mientras que concentraciones más bajas (alrededor de 1.25 nanomolar) inducen la aparición de neuronas motoras en los mismos explantes. Extrapolando estos resultados a la situación *in vivo*, se ha propuesto que la necesidad de contacto entre notocorda y tubo neural para la inducción de la placa del piso es consecuencia de la necesidad de lograr una mayor concentración de Shh (5 nM) para lograr dicha inducción, mientras que la inducción de neuronas motoras no requiere de dicho contacto ya que ocurre a concentraciones más bajas de Shh (1.25 nM). Sin embargo, *in vivo*, la proteína Shh sólo puede ser detectada en la superficie de las células que expresan el gen *Shh*, de modo que las diferencias en la concentración de la proteína Shh que son necesarias para establecer la inducción de la placa del piso y las neuronas motoras, deben ser *in vivo* mayores que las observadas *in vitro*. Esto sugiere la necesidad de que otras sustancias secretadas por la notocorda cooperen con Shh en la inducción de las neuronas motoras. Por otra parte, una vez que se ha inducido la aparición de la placa del piso del tubo neural se detectan altas concentraciones de proteína Shh a lo largo de la superficie de tal placa, esta situación plantea la cuestión de por qué no se transforman en componentes de la placa todas las otras células adyacentes a dicha placa del piso.

Los resultados expuestos sugieren una vez más que los fenómenos de inducción embrionaria no sólo dependen de la presencia de moléculas inductoras (o supuestos morfógenos) en el lugar y momento adecuados, sino que debe existir la propiedad de "competencia" para responder al inductor en las células y estructuras expuestas a la acción de tales inductores.

Hace más de sesenta años, Balinsky fue capaz de inducir la aparición de extremidades supernumerarias en tritones. Esto lo logró por medio de la implantación de fragmentos de tejido nasal en los flancos de embriones de tritón que se encontraban en el estadio previo a la aparición de los brotes o primordios de las extremidades. Estos experimentos, por demás sorprendentes, permanecieron casi olvidados hasta que, en 1995, se reportaron nuevas observaciones que demuestran la capacidad de una proteína, conocida como factor de crecimiento de los fibroblastos (FGF), para inducir extremidades supernumerarias en embriones de pollo (Slack, 1995). En estos experimentos se utilizaron microesferas impregnadas de FGF, las cuales fueron implantadas en los flancos de embriones de

pollo, ya sea en la región adyacente a la zona donde brotan las alas o en la región contigua a la zona donde brotan las patas. El resultado mostró que tales implantes inducen la formación de rudimentos de alas o rudimentos de patas supernumerarias, según se encuentren en la zona del ala o la zona de la pata. La relación de estos experimentos con los hechos por Balinsky radica en la demostración de que una variedad de FGF, conocida como FGF-8, es producida en la región correspondiente al tejido nasal embrionario. Esto sugiere en forma indirecta que los resultados de Balinsky pudieron ser causados por la presencia de FGF en los implantes utilizados por este investigador. Sin embargo, existe un importante detalle que pone en duda que el FGF sea un verdadero morfógeno en condiciones naturales, ya que la concentración de FGF necesaria para inducir las extremidades supernumerarias es de alrededor de 1 mg por ml, lo que representa una concentración muy elevada y fuera del rango de concentraciones de FGF observadas en condiciones naturales. Aun así, cabe la posibilidad de que el FGF esté simulando o mimetizando la acción de otro morfógeno natural más poderoso, cuyo papel sería el de inducir la aparición de las extremidades pero a concentraciones mucho más bajas y, por lo tanto, fisiológicas. Esta situación sería similar a la observada con el ácido retinoico, capaz de actuar como morfógeno y sustituir el efecto de la región polarizante en el desarrollo del primordio de la extremidad del pollo. Sin embargo, como ya fue mencionado, experimentos recientes han demostrado la ausencia del ácido retinoico en la región polarizante, lo que sugiere que este compuesto no es un morfógeno natural. Por otra parte, los experimentos con FGF muestran que el efecto inductor sólo puede ocurrir durante un periodo de ocho horas que corresponde a la etapa donde el embrión de pollo pasa del estadio 13 (inicio de giro de la cabeza) al estadio 17 (fase de aparición de los brotes o primordios de las extremidades). Situación que indica, una vez más, la necesidad de que exista en el tejido que será inducido la capacidad de "competencia" para responder al inductor. De lo contrario, no se producirá ninguna respuesta inductora aun en presencia de altas concentraciones del inductor putativo.

En conclusión, se puede decir que hasta el momento no hay evidencia rigurosa de que existan moléculas difusibles (morfógenos) capaces de determinar en forma natural y absoluta la aparición de estructuras corporales específicas. Para que surjan tales estructuras debe ya existir en alguna región del embrión la capacidad innata para desarrollar una determinada estructura. Falta establecer si esta capacidad de "competencia" se debe a la presencia de factores que son productos de la expresión previa de ciertos genes o si dicha "competencia" es de naturaleza fundamentalmente epigenética. No obstante, debemos notar que la hi-

pótesis dominante, que propone que la diferenciación y determinación del destino orgánico de las células indiferenciadas presentes en la blástula depende de la expresión diferencial de genes, constituye un argumento ilógico de tipo circular. Ya que en este caso, la manifestación de diferencias estructurales siempre se explica en función de la previa expresión diferencial de genes o, dicho de otra manera: la existencia de patrones diferenciales de expresión de genes siempre se explica por medio de la previa existencia de patrones diferenciales de expresión de genes.

EL IMPACTO DE LA GENÉTICA SOBRE LA EMBRIOLOGÍA

Durante la primera década del siglo XX se redescubrieron las leyes de Mendel y, poco después, se estableció que los factores hereditarios individuales, descritos por Mendel, se localizan en los cromosomas presentes en el núcleo celular. En 1909, Johanssen acuñó el término "gen" para denotar a estos factores hereditarios. Experimentos masivos de cría y reproducción de insectos, en condiciones de laboratorio, permitieron demostrar el poder hereditario de los genes. De esta manera se determinó el enorme grado de variación producida por la reproducción sexual basada en la meiosis, —reducción del número de cromosomas característico de cada especie—, de modo que las células germinales que resultan de la meiosis sólo contienen la mitad del número de cromosomas presentes en las células somáticas (Fig. III.4). Así, la fertilización —conjunción de dos células germinales (una de cada sexo)— resulta en la reconstitución del número normal de cromosomas propio de la especie, pero este hecho crea vastas posibilidades de combinaciones genéticas, ya que el nuevo organismo es producto de la combinación de factores genéticos derivados de ambos progenitores.

Varios investigadores, entre los cuales destaca H. J. Muller (1890-1967), establecieron que agentes físicos como las radiaciones inducen mutaciones genéticas. Este hecho permitió manipular el poder hereditario de los genes con lo cual se empezó a sentar las bases moleculares de la genética. En 1935, el alemán O. E. Schotte, realizó un experimento que demostró la interacción entre el "organizador" y los genes durante el desarrollo embrionario. Schotte removió el costado de un embrión de sapo una rebanada de células, que normalmente se transforman en piel, y trasplantó este tejido a un embrión de salamandra en la región que da origen a la boca. Aunque el sapo y la salamandra son anfibios, ambos muestran obvias diferencias en su estructura. La salamandra tiene dientes en las mandíbulas y, a cada lado de la boca, presenta protuberancias

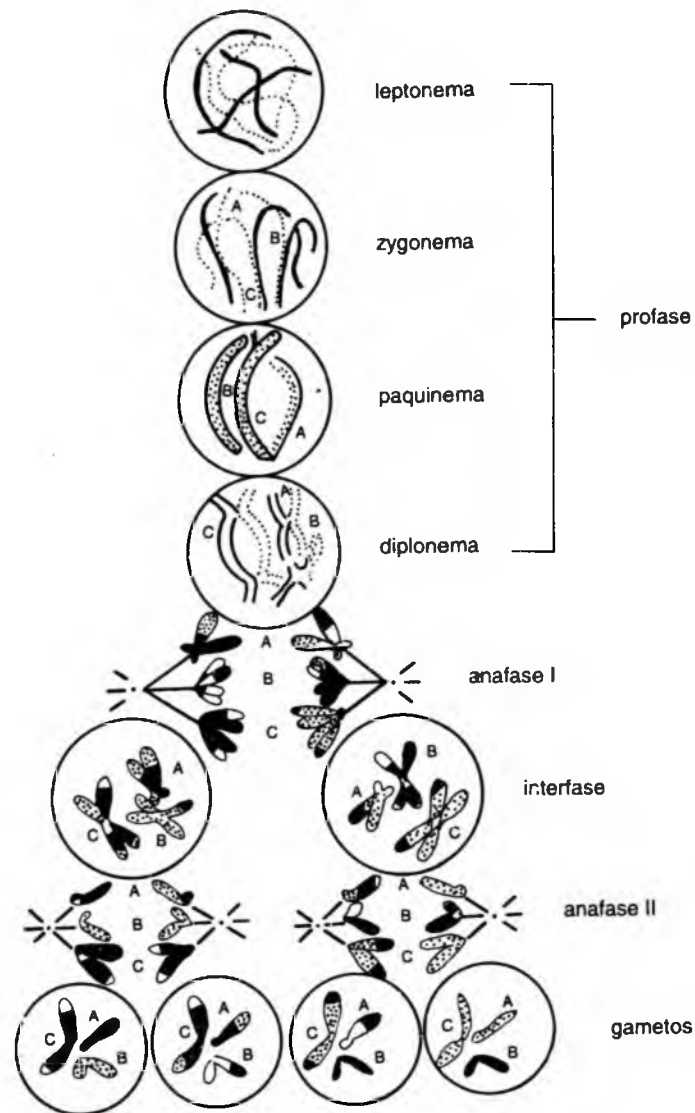


FIGURA III.4 Diagrama general de la meiosis que ilustra la unión, separación y distribución de los cromosomas.

que funcionan como estabilizadores durante el nado. El renacuajo carece de dientes, pero tiene mandíbulas corniformes y ventosas en cada lado de la boca. En el experimento de Schotte, el tejido trasplantado, futura piel del costado del renacuajo, dio origen a una mandíbula en la salamandra, pero sin dientes y con ventosas en lugar de los estabilizadores característicos de este animal. En este caso, el "organizador" de la salamandra indujo a las células del sapo para que formaran una boca; aunque los genes del sapo contienen la información que define las características específicas propias de una boca de renacuajo. A partir de este experimento, se puede concluir que el organizador determina la estructura global del organismo, mientras que los genes especifican los detalles hereditarios característicos de los órganos y tejidos del organismo.

En 1934, Huxley y de Beer coincidieron en afirmar que la visión moderna de la biología es rigurosamente preformacionista en lo que respecta a la constitución hereditaria de un organismo, pero también rigurosamente epigenética en cuanto al proceso del desarrollo embrionario. Los múltiples experimentos de Schotte demostraron que las diferencias entre familias, órdenes y clases, así como también las diferencias entre los organismos, están gobernadas por principios genéticos, mientras que el principio formal general, que define la forma global del organismo, no está predeterminado genéticamente, sino que surge epigenéticamente por la acción de procesos todavía no bien definidos ni comprendidos.

En 1945, Hamilton, Boyd y Mossman publicaron la primera edición de su texto clásico *Human Embriology* (Embriología humana), en el cual dicen lo siguiente:

En la actualidad está bien establecido que las características especiales de un organismo (ej.: el color de la piel, de los ojos, del pelo o el tipo de cabello), se deben al material genético presente en el núcleo celular. Las características más generales (ej.: aquellas que nos permiten clasificar a un organismo como hombre o chimpancé; como primate o carnívoro; como mamífero o reptil) están controlados por factores todavía desconocidos.

Hacia mediados del siglo XX, los científicos coincidieron en que las características de los cromosomas y su carácter hereditario dependen de los ácidos nucleicos que constituyen dichas estructuras. Se estableció que por lo general el material genético está constituido por el ácido desoxirribonucleico (DNA). Una serie de ingeniosos experimentos, donde se utilizaron virus que infectan bacterias (bacteriófagos), permitió demostrar que el virus invasor utiliza la maquinaria metabólica de la bacteria para producir copias del propio virus a partir de la información genética presente en el DNA que constituye el material genético de estos virus.

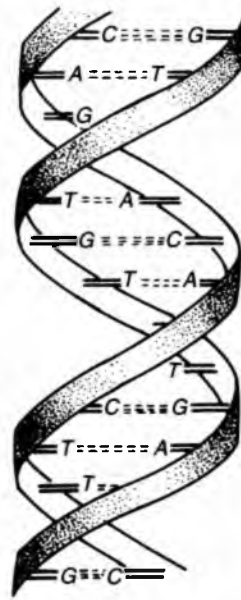


FIGURA III.5 Esquema que representa la doble hélice característica del DNA. Las líneas punteadas representan puentes de hidrógeno entre las bases nitrogenadas. A: adenina; T: timina; C: citosina; G: guanina.

En 1953, James Watson y Francis Crick propusieron un modelo para la estructura del DNA. Las moléculas de azúcar (desoxirribosa) y fosfato presentes en esta macromolécula, forman cadenas lineales que se entrelazan para crear la famosa estructura de la doble hélice (Fig. III.5).

Durante los últimos treinta años ha sido posible establecer una relación causal entre una serie de alteraciones (mutaciones) en la secuencia normal de nucleótidos presentes en el DNA y diversas enfermedades hereditarias. Los avances tecnológicos de la biología molecular han permitido llevar a cabo la manipulación de genes, de manera que en la actualidad es posible conocer la secuencia específica de nucleótidos correspondiente a genes específicos y manipularla con el fin de modificar el contenido informativo y la expresión de la información presente en los genes. También es posible aislar genes en particular y “clonarlos” para multiplicar a voluntad la información genética presente en dichos genes. Para conseguir este propósito se utilizan vectores moleculares que permiten introducir el gen clonado a una célula bacteriana o a una célula eucariótica, las cuales serán utilizadas como “fábricas” para la multiplicación y expresión de la información presente en el gen clonado. Por ejemplo, ha sido posible introducir en ciertas bacterias genes que les permiten digerir mezclas de hidrocarburos como el petróleo, o producir en grandes cantidades proteínas animales como la insulina.

Por otra parte, en la actualidad se pueden realizar trasplantes genéti-

cos, o sea, introducir genes propios de una especie en las células germinales de otra especie, lo cual origina organismos híbridos a nivel molecular conocidos como organismos transgénicos. De esta manera se puede conferir a un organismo una nueva actividad metabólica. Por ejemplo, ha sido posible introducir en ciertos tipos de plantas genes que les confieren resistencia a las heladas o a ciertas infecciones por virus. La introducción de genes supernumerarios o de genes hiperactivos en las células germinales de una especie permite la creación de organismos modificados. Así, tenemos a los ratones gigantes, producto de la sobreexpresión del gen que codifica a la hormona del crecimiento.

Sin embargo, todos estos grandes avances tecnológicos han conducido a cierta sobrestimación del papel de los genes en la embriogénesis. Por ejemplo, el libro de texto *Human Embriology*, de Hamilton, Boyd y Mossman, en la edición de 1945, dice:

[...] la investigación en embriología durante los últimos cien años, ha demostrado en forma concluyente que el proceso de desarrollo es de naturaleza epigenética, pero la doctrina de la preformación ha sido reintroducida, en forma modificada, en la explicación de los hechos establecidos por la genética moderna. [Hamilton, Boyd y Mossman, 1945, p. 2.]

En la edición de 1972 se apunta lo siguiente:

[...] la investigación en embriología durante los últimos cien años ha demostrado que el proceso de desarrollo es de naturaleza epigenética [...]. Sin embargo, la genética moderna ha mostrado que los genes localizados en los cromosomas del núcleo del cigoto (el huevo fertilizado), contienen la información necesaria que permite que ocurra el desarrollo normal. La constitución hereditaria de un individuo está determinada por el complemento de genes presentes en los cromosomas y en este sentido, la ontogenia consiste esencialmente en la revelación gradual del plan almacenado en el genoma. [Hamilton y Mossman, 1972, p. 6.]

Durante los últimos quince años se han realizado espectaculares experimentos que han permitido identificar ciertos grupos de genes denominados “genes selectores”, los cuales parecen controlar la expresión de otros grupos de genes durante los procesos de desarrollo embrionario y diferenciación celular. Estos genes selectores son también conocidos como genes “*hox*” o “*homeobox*”, pues presentan en su secuencia de nucleótidos una subsecuencia consenso que consiste de 180 pares de bases la cual se denomina “caja homeótica” (*homeobox*), debido a que esta secuencia fue descrita originalmente en ciertos genes de insectos conocidos como genes “homeóticos”. Ciertas mutaciones en dichos genes tienen importantes

consecuencias en el proceso de embriogénesis, lo cual da lugar a organismos inviables que presentan severas alteraciones morfológicas. Es indiscutible que este tipo de genes está involucrado en la especificación de los patrones espaciales durante el proceso de desarrollo embrionario. Sin embargo, varios autores han querido ver en las proteínas —productos de estos genes—, los hipotéticos morfógenos que serían responsables de definir y orquestar el proceso morfogenético por el cual un organismo desarrolla estructuras específicas que establecen su forma en particular.

Durante la década de los setenta, investigadores como E. B. Lewis y Antonio García Bellido propusieron que los genes homeóticos eran responsables de modificar un plan morfológico preexistente, por medio de la actividad de otros genes regulados por dichos genes homeóticos. Experimentos posteriores con embriones de *Drosophila* parecieron establecer una relación directa entre los compartimentos o segmentos embrionarios y la actividad de ciertos genes homeóticos. Esta situación llevó a algunos investigadores a sugerir que la complejidad morfológica de la mosca de la fruta correspondía a la manifestación de un simple código o programa de actividad para ciertos genes homeóticos. Así, los genes homeóticos serían responsables de conferir a las células de un compartimento embrionario el sentido de identidad con respecto a dicho compartimento. Por ejemplo, mutaciones en el gen homeótico *ultrabithorax* (*Ubx*) producen moscas con cuatro alas, debido a que el tercer segmento torácico del embrión (T3) se transforma en homólogo del segundo segmento torácico (T2). Este fenómeno fue interpretado como evidencia de que la ausencia de expresión del gen *Ubx* en las células del tercer segmento les hacía perder su identidad. Por otra parte, el hecho de que las mariposas normalmente desarrollan alas a partir de sus segmentos T3 y T2 sugería que en estos insectos el gen *Ubx* no debe expresarse en el segmento T3. Sin embargo, experimentos reportados en 1994 (Warren *et al.*, 1994), demuestran que el gen *Ubx* se expresa normalmente en el segmento T3 del embrión de mariposa sin causar inhibición de la formación de las alas. Este resultado demuestra que la presencia o ausencia de la actividad de *Ubx* es irrelevante para la determinación de la identidad de la estructura morfológica que deriva del segmento T3 tanto en las moscas como en las mariposas. Esto sugiere que el patrón de expresión de los genes homeóticos sólo es responsable de establecer ciertos esquemas de regulación genética, mismos que serán explotados por cada organismo de acuerdo con las características propias de su especie. Así, la expresión del gen *Ubx* en el segmento T3 de la mosca promueve la formación de halterios, y la expresión del mismo gen la formación de alas a partir del segmento T3 de la mariposa. Estos estudios sugieren que los cambios en el número, tamaño y patrón de estructuras homólo-

gas, tales como los apéndices corporales, comportan cambios en la regulación espacio-temporal de los genes existentes, que en algunos casos corresponden a genes homeóticos y, en otros casos, a genes que son regulados a su vez por dichos genes homeóticos.

La evolución de las alas aceleró la radiación y diseminación de los insectos, los cuales constituyen el 75% de las especies animales conocidas. La evidencia fósil sugiere que las alas se originaron a partir de un segmento de la pata del insecto y que los insectos alados (*pterygotes*) primitivos poseían alas en todos sus segmentos torácicos y abdominales. El plan morfológico de los *pterygotes* divergió en forma subsecuente, lo cual produjo órdenes de insectos alados con tres, dos, o solamente un par de alas torácicas. En 1995 se publicó un importante estudio (Carroll *et al.*, 1995) en el cual se investigó el papel que tienen los genes homeóticos en la evolución de la morfología de los *pterygotes*. En este estudio se comparó la expresión de ciertos genes homeóticos tanto en los segmentos torácicos y abdominales de embriones de la mosca *Drosophila*, como en los segmentos homólogos de un insecto sin alas (*apterygote*). Los resultados de este estudio permiten establecer que los genes homeóticos aparecieron y se diversificaron antes de la aparición y subsecuente evolución de los insectos alados. La formación de las alas en los insectos no depende de la acción de ningún gen homeótico, por el contrario, la estructura del ala de los insectos apareció en forma independiente de la acción de los genes homeóticos. Sin embargo, en el transcurso de la evolución, la formación de las alas cayó bajo el control negativo de ciertos genes homeóticos, cuyo papel actual consiste en reprimir o inhibir la formación de alas a partir de ciertos segmentos embrionarios. Esta situación da por resultado la presencia de especies de insectos con uno, dos o tres pares de alas, mientras que en épocas primitivas, los *pterygotes* poseían alas en casi todos sus segmentos (Fig. III.6). Así, la diversificación de los insectos alados es un claro ejemplo de que durante el curso de la evolución surgen nuevas estructuras, como las alas, en forma completamente independiente de la acción de los genes homeóticos. No obstante, la manifestación de dichas estructuras puede caer eventualmente bajo el control regulatorio de ciertos genes homeóticos, cuyo papel, entonces, no consiste en establecer el plan morfológico general que define a un género de organismos, sino en modular o modificar dicho plan pre-existente para permitir la aparición y diversificación de variedades fenotípicas y contribuir así al proceso de especiación.

En años recientes se ha desarrollado una técnica conocida como “no-caut genético”, la cual permite eliminar en forma selectiva la expresión de uno o varios genes en particular desde el periodo inmediato posterior a la formación de la blástula. En principio, esta técnica permite conocer

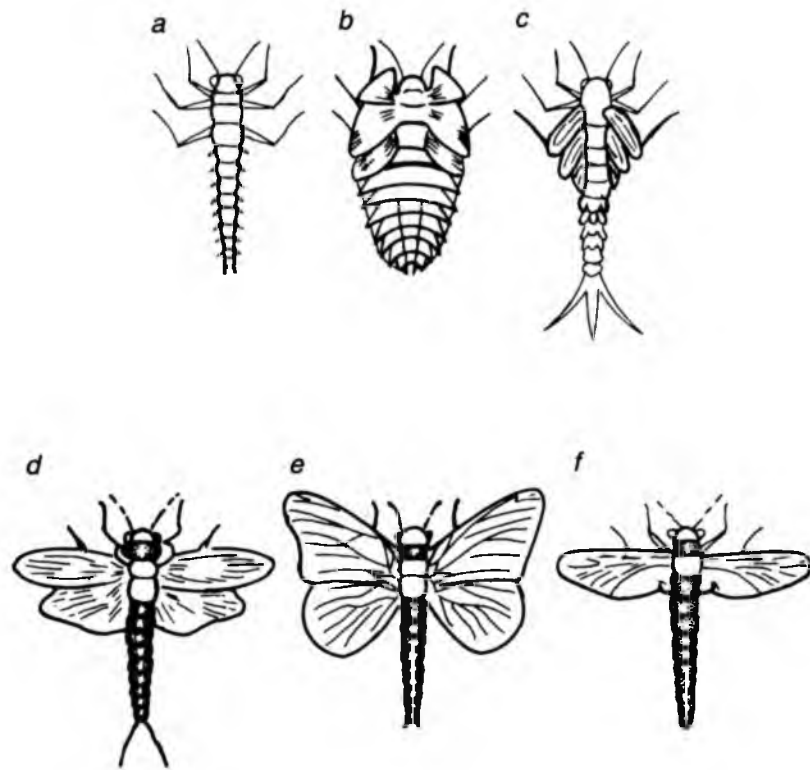


FIGURA III.6 Esquema que muestra la evolución de los insectos alados (pterygotes). a) Apterygote. b) Ninfa de paleodictyoptero. c) Ninfa del paleozoico. d) Neóptero primitivo. e) Endopterygote moderno (lepidóptero). f) Endopterygote moderno (díptero).

cuál es el papel de ciertos genes durante el proceso de desarrollo embrionario, ya que las aberraciones o defectos del desarrollo pueden ser atribuidos a la ausencia de expresión del gen que ha sido “noqueado”. Esta técnica se basa en un fenómeno conocido como recombinación homóloga, que ocurre en forma espontánea, aunque con frecuencia reducida, cuando dos regiones de DNA, que comparten importantes homologías a nivel de su secuencia de nucleótidos, se alinean en forma paralela, de manera que se presenta un intercambio entre estas regiones. Utilizando métodos de ingeniería genética, es posible construir largos fragmentos de DNA cuya secuencia puede ser prácticamente homóloga a la secuencia de un gen presente en algún cromosoma de algún tipo de organismo

en particular. Dicho DNA recombinante difiere del gen original en pequeños cambios deliberadamente introducidos en la secuencia para evitar que esta secuencia pueda constituir un gen funcional. Por medio de microinyección se pueden introducir varias copias de este seudogen recombinante en el interior del núcleo de un óvulo fertilizado, de manera que existen buenas probabilidades de que ocurra un intercambio entre la secuencia del gen nativo presente en el cromosoma y el seudogen recombinante. Como resultado de este intercambio, el seudogen reemplaza al gen original y esto propicia la eliminación de la función codificada por el gen que ha sido desplazado de su lugar en el cromosoma celular. Se necesitan dos eventos de recombinación homóloga para lograr la producción de cigotos que son completamente nulos con respecto a la presencia del gen que será eliminado (mutantes nulos).

La opinión dominante en la actualidad atribuye un gran valor a los experimentos de nocaout genético, aunque es bastante difícil y controvertida la interpretación de tales experimentos. De hecho, los llamados mutantes nulos no corresponden simplemente a animales o embriones que carecen de la proteína codificada por el gen eliminado, sino que en realidad son organismos que reaccionan contra la ausencia de dicha proteína o factor codificado por el gen en cuestión. Es un axioma básico de la biología molecular que la ausencia de un solo gen puede alterar la expresión de otros genes. Por lo tanto, la eliminación de un gen puede alterar el programa de desarrollo en forma difícil de predecir. Se ha observado que los nocaouts de diferentes genes pueden tener o no efecto sobre el desarrollo embrionario. En el caso en que se observa un efecto, es muy difícil afirmar que se debe a la ausencia de una proteína y no a la alteración en el patrón de expresión de otros genes. En los casos en que no se ha observado efecto alguno tampoco se puede concluir que la proteína ausente no participa en el proceso de desarrollo, ya que cabe la posibilidad de que otras funciones genéticas, destinadas normalmente a otros propósitos, puedan actuar como compensadoras de la deficiencia de la proteína ausente (Routtenberg, 1995). Por ejemplo, estudios sobre el proceso de diferenciación del tejido muscular demostraron que la eliminación de un gen, que codifica para un importante factor de transcripción supuestamente involucrado en la determinación de las células musculares, no afecta en lo más mínimo el desarrollo del tejido muscular. Tales experimentos se repitieron eliminando dos distintos factores de transcripción lo que dio como resultado la supresión del desarrollo muscular. Sin embargo, no se puede concluir que estos dos factores son los responsables de la diferenciación muscular, ya que la ausencia de estos factores puede haber afectado eventos más tempranos en el proceso de desarrollo los cuales serían necesarios para el subsecuente desarrollo del tejido muscular.

Posiblemente, el caso más dramático, que demuestra la incertidumbre que rodea la interpretación de los experimentos de *nocaut* genético, esté ilustrado por los ratones nulos a la expresión del gen que codifica una proteína llamada p53 —la cual parece estar involucrada en el control del ciclo celular—, ya que esta proteína bloquea, en forma indirecta, el paso de la célula de la fase estacionaria (G1) a la fase de síntesis y duplicación del DNA (S), cuando en dicha célula existe daño en el genoma (Kuerbitz *et al.*, 1992). En principio, se supone que este bloqueo permite que la célula tenga tiempo suficiente para reparar el daño genético de manera que las mutaciones resultantes de dicho daño no sean heredadas por las células hijas, producto de la división celular. La proteína p53 actuaría como un “guardián del genoma” al evitar que se fijen en el mismo mutaciones deletéreas. Por otra parte, existe evidencia de que las células que no pueden reparar el daño genético en un tiempo razonable son inducidas al suicidio celular (apoptosis o muerte celular programada) por la proteína p53, con lo cual se evita la propagación de mutaciones negativas en la progenie celular. De hecho, estudios moleculares, revelan que el gen que codifica a p53 está mutado con mayor frecuencia en los más diversos tipos de cáncer, por esta razón se considera que p53 es un gen supresor de tumores, o sea, que su función contribuye a evitar que el organismo sea propenso a desarrollar tumores malignos. Tomando en cuenta lo anterior, era lógico pensar que embriones de ratón privados de la expresión de p53 desde los estadios más tempranos del desarrollo no deberían llegar a término. Sin embargo, el resultado del *nocaut* de p53 mostró que los embriones nulos a este gen se desarrollan en forma normal y dan origen a ratones morfológicamente normales y que sólo se distinguen de los ratones comunes por una propensión a desarrollar tumores a una temprana edad (Donehower *et al.*, 1992).

Sin embargo, a pesar de la evidencia en contra, se puede decir que la posición dominante, con respecto al problema fundamental del desarrollo, continúa siendo de carácter mecanicista, y que se apoya, de manera muy importante, en la noción de la existencia de un programa genético responsable de definir el desarrollo funcional y morfológico del organismo. Por otra parte, la idea de que existe un programa genético surge a partir de una analogía contemporánea entre el genotipo y el programa de una computadora. Según esta analogía, los datos suministrados a una computadora (*input*), equivalen a los aminoácidos, lípidos, azúcares y demás moléculas presentes en el citoplasma celular; el programa de la computadora (*software*), equivale a la secuencia de nucleótidos presente en el DNA celular; los datos o resultados salidos de la computadora (*output*) equivalen a las proteínas sintetizadas a partir de las instrucciones contenidas en el DNA celular; finalmente, el aparato de la

computadora (*hardware*) equivale a las moléculas y estructuras que constituyen la llamada maquinaria de traducción celular que permite la síntesis de proteínas (ribosomas, enzimas, etc.). Según la tesis mecanicista, la relación entre el *hardware* y *software* de una computadora y el *hardware* (ambiente celular) y *software* (programa genético) de un organismo va más allá de una mera similitud superficial. Sin embargo, esta presunción es bastante cuestionable. Por ejemplo, en las computadoras existe una barrera infranqueable entre los errores de *hardware* y *software*, de manera que un error en el programa, como la sustitución de un signo más por un signo menos, prácticamente nunca puede ser compensado por una falla del *hardware*, como puede ser un capacitor fundido o una suspensión momentánea del flujo de la corriente eléctrica. En cambio, los organismos biológicos muestran la capacidad de superar una perturbación ambiental por medio de mutaciones genéticas que les confieren la capacidad de adaptarse a la presencia de dicha perturbación ambiental.

Por otra parte, es bien sabido por los expertos en computación que no es posible predecir el comportamiento futuro de una computadora a partir de la simple inspección del programa que se le ha administrado. De hecho, el problema relativamente simple de saber si un programa de computadora puede llegar a detenerse en forma espontánea constituye, en realidad, un problema insoluble, como lo demostró el gran matemático Alan Turing en 1936. De modo que, considerando lo anterior, si existiera una verdadera similitud entre computadora y organismo entonces deberíamos concluir que nunca será posible predecir las propiedades fenotípicas de un organismo, como son su forma y comportamiento, a partir del mero conocimiento de su programa genético. En realidad, la relación entre genotipo y fenotipo es una relación de tipo no lineal (desde el punto de vista matemático) y, como se verá más adelante, esto se traduce en el hecho de que en un sistema no lineal las estructuras y comportamientos primarios manifestados por dicho tipo de sistema son consecuencia de las interacciones entre partes del sistema en lugar de ser propiedades intrínsecas de las partes de tal sistema.

La posición mecanicista intenta explicar el origen de la forma biológica a partir de los componentes más elementales y simples hacia los componentes más complejos. El presente libro propone una tesis diferente, la cual reconoce que la constitución hereditaria de un organismo está determinada por el complemento de genes presentes en los cromosomas; pero sostiene que la ontogenia no corresponde a la revelación gradual del plan almacenado en el genoma, ya que no existe tal plan dentro del genoma, sino tan sólo una importante cantidad de detalles que confieren la especialización funcional y los elementos distintos que conforman a un organismo. La genética moderna, apoyada básicamente en la biolo-

gía molecular, proporciona una explicación lúcida y adecuada del vasto número de características que distinguen a los diferentes miembros al interior de una misma especie. Dichas variaciones, propias de la microevolución, son la base del proceso de especiación que consiste en la diversificación de un tipo o plan morfológico (ideomorfón) pero a nivel superficial, y es decir, no esencial, ya que este proceso no da origen a nuevos órganos o estructuras que definen un nuevo género de organismo como sí sucede en la macroevolución. Por ejemplo, la genética moderna explica la enorme variedad de detalles presentes en las familias, órdenes y clases de los animales vertebrados; pero no explica el origen y la razón del plan general, la forma y estructura que definen a los vertebrados. El plan que confiere la forma, *logos* o *gestalt* de los organismos vertebrados no ha sido todavía comprendido, ni explicado por la genética moderna.

IV. EN BUSCA DE LA FORMA BIOLÓGICA

DURANTE LA PRIMERA MITAD del siglo XIX los estudios de anatomía y morfología comparadas establecieron la existencia de importantes similitudes en los planes corporales y estructurales de grandes grupos de organismos. Durante este periodo floreció la escuela de los morfólogos racionales que propuso y desarrolló el concepto de la existencia de una forma típica o "arquetipo" propio de cada grupo de animales o plantas. Desde este punto de vista, las especies individuales constituyen meras variaciones morfológicas de uno o varios patrones básicos. Así, morfólogos racionales, como Richard Owen, inventor del término dinosaurio, y Geoffroy Saint-Hilaire, restablecieron la vieja noción platónica que propone la existencia de un mundo de formas ideales y trascendentes. Un postulado fundamental de los morfólogos racionalistas consistió en proponer que las leyes matemáticas, trascendentes y eternas, que según la visión platónica definen las formas y estructuras ideales, son reflejadas en el dominio biológico. De este modo, los morfólogos racionales sugirieron que la extremidad superior con cinco dedos, propia de ciertos vertebrados, puede transformarse en la aleta de una ballena, el ala de un murciélago o la mano de un hombre. O sea que tal apéndice o extremidad es reflejo de una forma arquetípica de la extremidad superior con cinco dedos.

Sin embargo, durante la segunda mitad del siglo XIX, los seguidores del darwinismo rechazaron por completo las ideas propuestas por los morfólogos racionalistas y, en su lugar, intentaron explicar la existencia de ciertas formas y estructuras básicas a partir de principios históricos o evolutivos que interpretan a dichas formas como consecuencia de que diversos organismos descienden de ancestros comunes. En la medida en que el darwinismo se convirtió en la visión dominante en la biología, fueron desapareciendo las ideas de los morfólogos racionales hasta que, en los años treinta del siglo XX, ciertas ideas similares a las de la morfología racionalista comenzaron a reaparecer bajo el concepto de "campo morfogenético", propuesto por eminentes embriólogos como Paul Weiss y Conrad Waddington. Posteriormente, durante la segunda mitad de este siglo, matemáticos como René Thom y Brian Goodwin han desarrollado un enfoque estructuralista con respecto al problema del desarrollo y la forma biológica. La apreciación estructuralista, en contraposición a la visión neodarwiniana y reduccionista, es "organícista", pues considera a los

organismos como entidades íntegras, como enteros desde la perspectiva aristotélica, que no son simplemente reductibles a la suma de sus partes. A continuación se presentan algunas hipótesis contemporáneas dirigidas a tratar de comprender y explicar la naturaleza epigenética de la embriogénesis y la aparición de la forma biológica. Más adelante se hará una crítica general de estas hipótesis en el marco más amplio de las teorías morfológicas discutidas en capítulos subsiguientes.

Durante la década de los sesenta, el anatomista E. Blechschmidt, de la universidad de Gotinga, desarrolló una teoría de los procesos formativos de la embriogénesis tomando en cuenta el factor tiempo. En esta teoría los procesos formativos son el resultado de los movimientos de órganos, tejidos, células y moléculas intracelulares durante el desarrollo. Se considera que en los organismos vivos estos movimientos ocurren contra resistencia. Por lo tanto, el plano que define a la forma celular es considerado como activo, ya que tienen la capacidad de adaptarse a las condiciones circundantes, mientras que el núcleo celular es relativamente pasivo como portador de los genes. La polaridad cinética de la célula es incrementada por el potencial de crecimiento del citoplasma que es resistido por la tensión superficial de la membrana celular. En el desarrollo actual de la forma global del embrión, se establece una tensión correspondiente entre las fuerzas de crecimiento alimentadas por el metabolismo embrionario y el útero materno que delimita y restringe el espacio donde ocurre el desarrollo embrionario. Esta idea es similar a la propuesta por Demócrito, en el siglo v a. c., en el sentido de que el vientre materno es el factor que modela al embrión.

Blechschmidt considera que el crecimiento consiste en una estimulación externa mediada por la alimentación. El desarrollo es considerado como una respuesta a estímulos externos; los genes garantizan la individualidad del organismo pero no son responsables de iniciar la diferenciación orgánica y celular. Cada órgano despliega su estructura y forma en desarrollo en relación con el sitio particular que ocupará en el organismo, esto significa que todos los órganos cuentan desde el principio con una función determinante de la forma. Esta función elemental consiste en una dinámica del desarrollo. Cada órgano actúa en el contexto de sus funciones formativas de acuerdo con las cualidades que ha logrado hasta el momento de su fase de desarrollo respectiva. Por lo tanto, cada órgano se desarrolla dentro de circunstancias especiales.

En 1968, el escritor y filósofo Arthur Koestler organizó un simposio denominado "Más allá del Reduccionismo", el cual ofreció una plataforma para que dieciséis eminentes científicos discutieran ideas para encontrar la manera de sobrepasar el pensamiento reduccionista que predomina en la biología contemporánea y que propone reducir todos los

fenómenos biológicos a manifestaciones de fenómenos moleculares físico-químicos. La doctrina reduccionista deriva de la visión mecanicista del universo, misma que culminó durante la primera mitad del siglo XIX y ha sido prácticamente abandonada por la física contemporánea. Al negar la participación de valores, significados y propósitos en las interacciones entre las fuerzas naturales, el reduccionismo ha tenido un impacto que afecta no sólo el quehacer científico, sino también el clima cultural de nuestro tiempo.

En el simposio mencionado, Paul A. Weiss de la Universidad Rockefeller, uno de los embriólogos más notables del siglo XX, argumentó que el principio de orden jerárquico, presente en los organismos vivos, se manifiesta como un hecho demostrable y descriptible, independientemente de las connotaciones filosóficas que este principio pueda implicar. Por lo tanto, es necesario aceptar que las entidades orgánicas son sistemas sujetos a una flexible dinámica en red —como la descrita en la moderna teoría de sistemas—, y no el resultado de conjuntos de reacciones lineales programadas en cadena y con gran precisión. Weiss demostró que los complejos y elaborados patrones y formas característicos de órganos, células y orgánulos celulares no coinciden necesariamente con las entidades moleculares o celulares, sino que son determinados por sistemas sobrepuestos de estructuración jerárquica. Para este científico, los genes, a pesar de estar muy organizados en su estructura interna, no son capaces de introducir un grado mayor de orden sobre un medio carente de orden, sino que los genes mismos son parte de un sistema ordenado e interaccionan con las partes dinámicas del propio sistema. La organización de este sistema supragenético: el *organismo*, no se origina en nuestra época por una especie de generación espontánea; por el contrario, esa organización ha estado presente desde que aparecieron los sistemas vivos primitivos y ha sido transferida en forma continua de generación en generación a través de la matriz orgánica en la cual está encajonado el propio genoma. La organización de este "continuo" es un paradigma del orden jerárquico. Por lo tanto, la genética puede explicar en forma precisa las diferencias entre los atributos propios de los sistemas. Sin embargo, para lograr una definición integral de los sujetos que portan y manifiestan tales atributos, la genética debe recurrir a la dinámica de sistemas. La dinámica de la organización jerárquica es dualista, fluctúa entre la integración y la individualidad de los órdenes jerárquicos; la pérdida de integración equivale a la muerte del sistema.

Arthur Koestler propuso sustituir el modelo mecanicista de causalidad lineal, basado en la relación estímulo-respuesta, por un nuevo modelo en el cual el organismo es considerado como una jerarquía múltiple de subenteros semiautónomos, los cuales se subdividen sucesivamente

en subenteros con jerarquía cada vez menor. Estos subenteros presentes en cualquier nivel de la organización jerárquica se denominan "holones". Las jerarquías son disecables en sus respectivas subdivisiones constituyentes de las cuales los holones forman los modos —estructuras primarias—, mientras que las ramificaciones son los canales de comunicación y control entre los diferentes niveles de jerarquía. Los holones funcionales son gobernados por reglas fijas y manifiestan estrategias más o menos flexibles. Cada holón manifiesta una tendencia dualista a preservar y afirmar su propia individualidad como si se tratara de un entero autónomo; pero al mismo tiempo el holón funciona como una parte integrante de un entero más grande que se encuentra completamente desarrollado o en curso de evolución. Esta polaridad entre las tendencias integrativas e individualistas es inherente al concepto de orden jerárquico y es una característica universal de la vida. Las tendencias individualistas constituyen la expresión dinámica de la integridad del holón, mientras que las tendencias integrativas muestran al holón como parte de un sistema superior. La teoría de Koestler puede ser aplicada a los organismos biológicos, pero es también de utilidad en la psicología y la sociología.

Conrad Waddington, científico que combinó una sólida formación en genética con un profundo desarrollo experimental en el campo de la embriología, fue uno de los críticos más estimulantes y eficaces de la llamada "síntesis moderna" del neodarwinismo (Huxley, 1942). En esta síntesis se combinan la teoría de la selección natural, propuesta por Darwin, con los desarrollos de la genética mendeliana, en un afán de explicar el proceso de evolución biológica caracterizado, por una parte, por la variación que permite el surgimiento de nuevas especies (microevolución) y, por otra, por los eventuales cambios estructurales que dan origen a un nuevo tipo o plan de organización morfológica (ideomorfón) que define un nuevo género de organismos (macroevolución). La posición neodarwinista encontró su base original en los trabajos teórico-prácticos de Haldane, Fisher y Wright, quienes sentaron las bases matemáticas que apoyan la posibilidad de la evolución orgánica como consecuencia directa de los procesos de mutación y selección. Trabajos experimentales realizados por Salvatore Luria y Max Delbrück, en los años cincuenta, mostraron que en el caso de organismos muy simples, como las bacterias, es posible seleccionar y favorecer la propagación de individuos que presentan mutaciones genéticas espontáneas, mismas que les confieren una capacidad adaptativa para sobrevivir y proliferar ante las condiciones particulares del medio ambiente. Durante los últimos treinta años, ha sido posible repetir experimentos similares pero utilizando organismos cada vez más complejos, incluyendo pequeños mamíferos. Los resulta-

dos demuestran que, por lo general, las mutaciones ocurren en forma espontánea y sólo son seleccionados para proliferar y sobrevivir aquellos organismos cuyas mutaciones espontáneas son adaptativas con respecto a las presiones selectivas o condiciones de selección introducidas en el medio por los investigadores.

Sin embargo, en ninguno de estos experimentos se ha demostrado que las mutaciones adaptativas se acompañan de un cambio morfológico que modifica en forma sustancial la estructura global y básica del organismo en cuestión. En general, las mutaciones adaptativas se manifiestan como la adquisición o pérdida de una función metabólica o la modificación de algún atributo externo del organismo como el color y la talla. Son pocos los casos donde se observa una alteración morfológica como la disminución o eliminación de algún órgano, miembro o elemento corporal. En un número todavía menor de casos se registra la aparición de estructuras supernumerarias o la alteración en las posiciones normales de ciertas estructuras corporales. Pero en ningún caso reportado hasta la fecha, se ha observado la aparición de nuevos órganos o estructuras como consecuencia de la selección de mutantes adaptativos realizada en condiciones experimentales o en condiciones naturales. Por ejemplo, los individuos del género *Drosophila* (moscas de la fruta) mutan con profusión; sin embargo, durante 50 millones de años han estado sujetos al proceso de especiación sin mostrar ninguna aparición de novedades estructurales que modifiquen el ideomorfón del género. De hecho, todas las especies del género *Drosophila* parecen estancadas en un mismo plan estructural (Rostand y Tetry, 1972, pp. 565-566; Grassé, 1978, pp. 70-78).

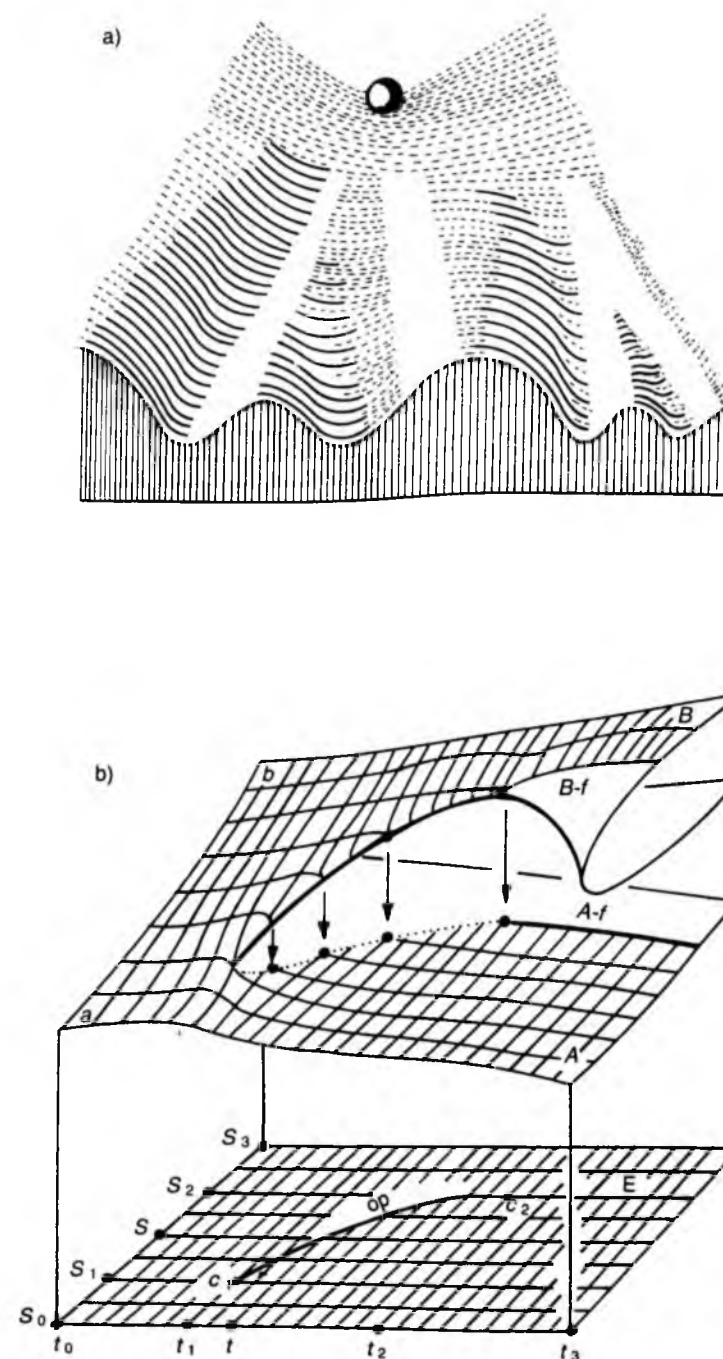
Waddington fue quizá el primero en señalar que la selección natural actúa necesariamente sobre el fenotipo —constituido por las cualidades y características del individuo—; pero dicha selección natural no actúa sobre el potencial genético o genotipo del individuo. De acuerdo con las leyes de Mendel, genotipo y fenotipo pueden diferir de manera fundamental por causa del carácter dominante o recesivo de ciertos genes. Sin embargo, tanto la teoría de la selección natural como la teoría mendeliana y la síntesis moderna del neodarwinismo cometen un error al asociar los coeficientes de selección con los genotipos y no con los fenotipos.

Waddington demostró que las características lógicas y matemáticas de la transmisión genética, e incluso las de la selección natural, pueden ser también encontradas en los minerales, lo cual ejemplificó con el fenómeno de la formación continua de dislocaciones en la superficie de los cristales en crecimiento. Este hecho revela lo inadecuado que resulta el punto de vista que define a la vida como un fenómeno caracterizado

por la transmisión de información genética sujeta al fenómeno de selección natural. Este investigador hizo notar que, en el caso de agentes como los virus y bacterias que contienen cuando mucho algunos cientos de genes, los fenotipos no difieren gran cosa de los respectivos genotipos. Sin embargo, en el caso de organismos complejos multicelulares que manifiestan diferenciación celular, las posibles interacciones entre miles de genes y la acción de factores ambientales pueden producir una gran variedad de manifestaciones fenotípicas. Así, el concepto de “paisaje o espacio epigenético”, introducido por Waddington, corresponde a una serie de espacios multidimensionales en los cuales el espacio genotípico se desplaza sobre el espacio fenotípico y donde las trayectorias están representadas por vectores que tienden a empujar el proceso de desarrollo en una u otra dirección. La noción de paisaje epigenético permite visualizar el proceso de desarrollo embrionario en términos geométricos y el potencial de desarrollo de un organismo es visualizado como una esfera que puede ser canalizada por diferentes valles, de manera similar a una pelota que rueda cuesta abajo (Fig. IV.1).

No todos los factores epigenéticos surgen de instrucciones presentes en el genotipo, algunos se originan en el medio ambiente. Por lo tanto, el mismo genotipo puede producir una variedad de fenotipos dependiendo del ambiente donde se encuentra el sistema en desarrollo. Existe un indeterminismo esencial en la relación genotipo-fenotipo, la relación se determina sólo cuando también se toma en consideración al medio ambiente. Waddington enfatizó la estabilidad característica del espacio epigenético, el cual no mantiene un valor constante en sus parámetros pero sostiene un curso particular de cambio en el tiempo. Este espacio epigenético conduce al sistema en desarrollo hacia una forma última, gracias a la capacidad de modificarse en el tiempo. El concepto de “sistema homeorrético”, formulado por Waddington, se aplica a cualquier sistema

FIGURA IV.1 a) Paisaje epigenético. b) Esquema que representa las trayectorias de desarrollo de las células de un organismo durante el proceso de diferenciación. Este diagrama permite ilustrar el desarrollo histórico de células individuales. Por ejemplo, una célula puede estar localizada en el punto s_1 de un tejido homogéneo. A continuación se forma dentro de este tejido una frontera que separa a las células en dos tipos (a y b), dicha frontera se inicia en el punto espacio-temporal c_1 y luego se desplaza (op: onda primaria) formando una curva que alcanza el punto espacio-temporal c_2 donde ocurre un proceso de estabilización (E) que profundiza la magnitud de la frontera entre ambos tipos de células, originando dos fronteras virtuales: A-f y B-f. A: dominio de las células tipo a; B: dominio de las células tipo b.



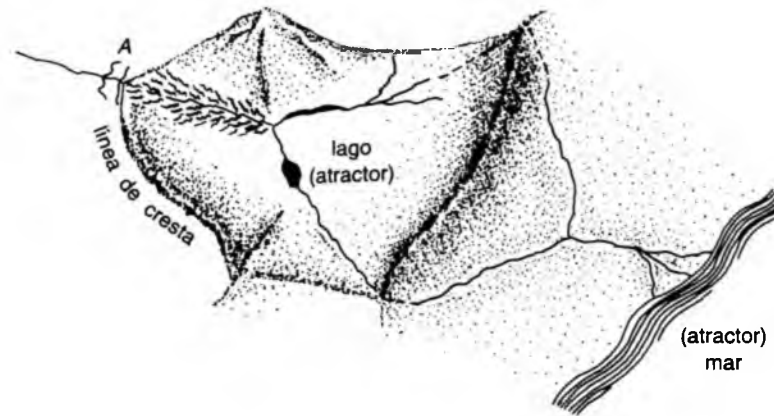


FIGURA IV.2 Sistema dinámico y sus "atractores". A representa una avalancha que provoca que el río salga de su cauce. Las líneas punteadas representan el agua que escurre por las laderas hasta retomar el cauce que continúa hasta un lago y eventualmente desemboca en el mar.

capaz de reaccionar ante cualquier influencia o impacto ambiental, pero no como un retorno al estado anterior del sistema, sino como un regreso hacia el estado al cual dicho sistema hubiera llegado más adelante en ausencia de perturbaciones ambientales. Este fenómeno resulta más claro si se compara con un río que ha sido sacado de su cauce por una avalancha, pero que de todas maneras regresa al trayecto del cauce en un punto localizado más abajo del lugar donde ocurrió la avalancha (Fig. IV.2). Waddington acuñó la palabra "creoda" (del griego *cre*, destinado o necesario, y *hodos*, camino), para referirse a las trayectorias temporales que son estables o autoestabilizables. Por lo tanto, el espacio epigenético es un espacio constituido esencialmente por tales "creodas" que absorben y son a su vez definidas por las instrucciones genéticas del espacio genotípico y, así, conducen el desarrollo del organismo sobre el espacio fenotípico.

La creciente complejidad de los procesos epigenéticos, por medio de los cuales el genotipo se desarrolla en fenotipo, mitiga el efecto azaroso de las mutaciones. Para Waddington, en el caso de los organismos complejos, el azar de las mutaciones genéticas queda enterrado bajo la propia complejidad orgánica, en una situación análoga a la forma azarosa de los guijarros que constituyen el agregado con el cual se hace el concreto para construir un puente. En este caso es verdad en última instancia que tanto los guijarros —elementos— del concreto —complejo— como los genes

del organismo, han sido producidos por procesos al azar. Sin embargo, este hecho es prácticamente irrelevante para el diseño e ingeniería del puente, y en muchos casos no tiene gran relevancia para el diseño anatómico y funcional del organismo. Lo anterior conduce a preguntar cuáles es el factor o agente que es verdaderamente responsable del diseño anatómico y fisiológico del organismo.

Waddington fue el primero en sugerir que ciertos fenómenos de tipo vibratorio podían estar involucrados en el establecimiento de la forma orgánica a partir del espacio epigenético. Por ejemplo, el físico suizo Hans Jenny ha demostrado que es posible generar formas complejas y muy diferenciadas cuando masas de partículas finamente granuladas son expuestas a vibraciones simples o complejas como la música.

Brian Goodwin, distinguido experto en biología del desarrollo, ha criticado la actual posición dominante que considera que las propiedades de los organismos se reducen a la información contenida en los genes. Goodwin pone en duda dicha posición con dos ejemplos. Primero, la modificación quirúrgica de la morfología del organismo unicelular *Paramecium*, propicia la transmisión de dicha modificación a la progenie sin que exista ningún cambio en el genotipo original. Segundo, el alga unicelular *Acetabularia*, con una longitud de aproximadamente tres centímetros, tiene en un extremo una estructura similar a una sombrilla, y en el otro una estructura similar a una raíz (el rizoides), ambas estructuras están conectadas por un tallo delgado. El rizoides contiene al núcleo de esta célula; sin embargo, cuando se cortan la sombrilla y el rizoides, se produce una nueva sombrilla en el extremo donde estaba ubicada la sombrilla anterior, pero también con frecuencia aparece una sombrilla en el extremo donde estaba el rizoides. Los rizoides son regenerados ocasionalmente y siempre que esto ocurre carecen de núcleo; lo cual establece que aun en ausencia de genes es posible regenerar estructuras muy diferenciadas como la sombrilla y el rizoides de la acetabularia (Fig. IV.3). Para Goodwin, la capacidad regenerativa del campo morfogenético es una propiedad primaria del citoplasma.

Por todo lo anterior, el neodarwinismo y la biología molecular parecen incapaces de producir una verdadera teoría del desarrollo, pues carecen de conceptos referentes a la organización espacial y a las relaciones jerárquicas entre el todo y las partes. Para la biología molecular el organismo es una colección de elementos atomizados, ya sea que las moléculas o células sean caracteres adaptativos cuyo principio de integración permanece indefinido. Para Goodwin, la naturaleza de los organismos vivos presenta características que sugieren la existencia de campos morfogenéticos y que los procesos espacio-temporales que mantienen la forma y función del organismo adulto corresponden a una continuación

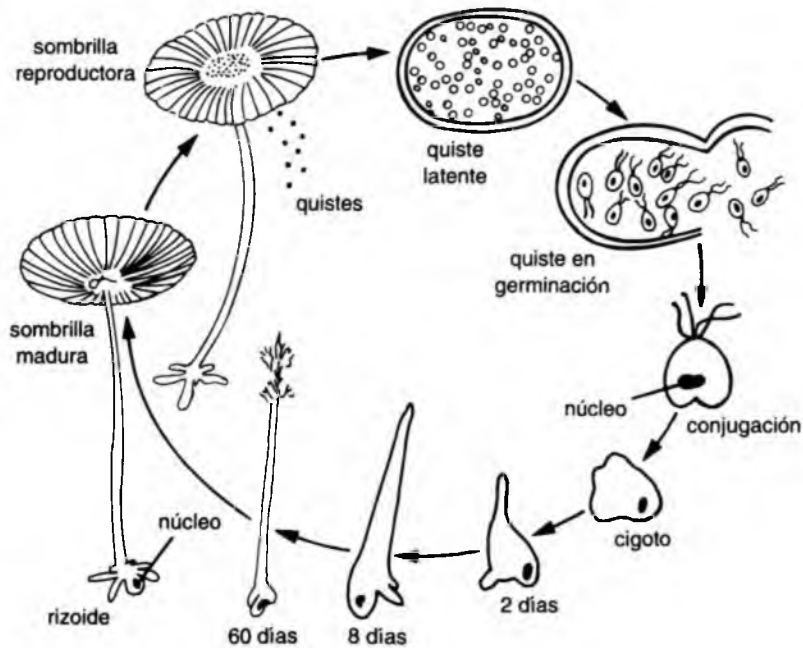


FIGURA IV.3 Ciclo vital de *Acetabularia acetabulum* que muestra el desarrollo de esta alga unicelular desde la formación del cigoto, pasando por el crecimiento del tallo y el surgimiento de la sombrilla para formar el individuo adulto, seguido de la formación de quistes y la liberación de isogametas para iniciar un nuevo ciclo vital.

del desarrollo. Por ejemplo, el protozoo unicelular *Paramecium* se divide dando origen a dos células iguales, cada una con capacidad de crecimiento y división. Este proceso implica que todos los componentes moleculares de la célula (DNA, RNA, proteínas, etc.) pasan por el proceso de recambio molecular, es decir, todas sus partes constituyentes son reemplazadas por subunidades similares a las originales. Todas las moléculas son renovadas y a pesar de esto el organismo permanece sin cambio. Esto sugiere que en el organismo no cambian ciertos aspectos que definen la organización de los materiales que componen a dicho organismo, —o sea, que definen las relaciones dinámicas entre los componentes orgánicos—, así como tampoco cambia la organización espacial de estos componentes ni la organización de los patrones de transformación de los mismos de acuerdo con un orden temporal. Una propiedad básica del campo morfogenético es que una parte del todo puede ser

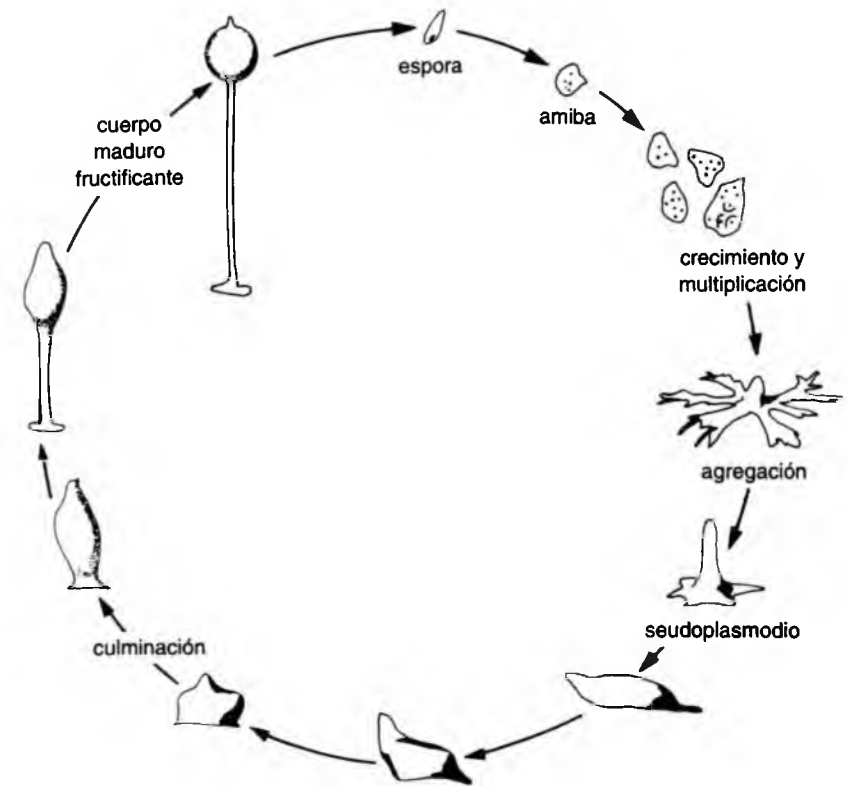


FIGURA IV.4 Ciclo vital del moho unicelular *Dictyostelium discoideum*.

reconstituida. Dicha parte puede ser el muñón de una extremidad (como en los anfibios) o un fragmento del organismo adulto (como en los híbridos), o también un óvulo que corresponde a una parte del adulto que se desarrolla y da origen a un nuevo organismo después de ser fertilizado.

En los casos de la amiba, o moho del cieno, *Dictyostelium discoideum* (Fig. IV.4), y de la hidra unicelular, Goodwin ha desarrollado modelos en los cuales el proceso morfogenético y la estructuración del comportamiento de estos organismos son manifestaciones de un orden espacio-temporal que resulta de la propagación de ondas periódicas sobre un continuo excitable. Así, la embriogénesis consiste en un proceso muy sensible al contexto en lugar de ser un mecanismo de estímulo-respuesta, ya que durante la embriogénesis estímulos diversos pueden provocar respuestas diferentes en diferentes situaciones. La cualidad pluripotencial

de las células embrionarias se manifiesta en la variedad de caminos y trayectorias de desarrollo y diferenciación. Las células en desarrollo tienen cierto grado de libertad; pueden comenzar a diferenciarse en cierta dirección y luego modificarla si es necesario. Esto significa que los campos que controlan el desarrollo morfogénico no establecen instrucciones completas y definitivas, sino que existe un cierto grado de “tanteo” del camino que se ha de seguir. En forma análoga se puede decir que los campos morfogénicos inducen a la célula para que adopte ciertas hipótesis concernientes a sus potenciales caminos de desarrollo. Posteriormente, la célula pone a prueba estas hipótesis a través de sus interacciones con las células vecinas, de una manera similar a la formación de hipótesis por la mente.

La propiedad de sensibilidad al contexto es compartida por la embriogénesis y el lenguaje. Por ejemplo, en la frase “un cuarto de hotel”, el significado de la palabra “cuarto” es aclarado por el contexto (ya que también podemos decir “un cuarto lugar”). Un interesante fenómeno lingüístico está dado por las frases gramaticalmente correctas que no tienen sentido en la realidad como: “la manzana se comió al niño”. Una situación similar ocurre durante el proceso de desarrollo cuando se presenta el fenómeno aberrante de la exogastrulación. La gastrulación consiste en una serie de migraciones y movimientos celulares cuyo resultado es la separación del embrión primitivo en tres capas germinales que rodean una cavidad rudimentaria que formará el tubo digestivo. La exogastrulación es consistente con las restricciones propias del proceso de desarrollo, pero donde la relación entre las capas germinales resulta invertida por lo cual no es posible que dichas capas establezcan los contactos adecuados que permiten el progreso de la embriogénesis, por esta razón la exogastrulación constituye un callejón sin salida, es decir, carece de sentido en términos morfogénicos.

La mayoría de los tópicos discutidos en esta sección son considerados por Rupert Sheldrake en su libro *A New Science of Life* (Una nueva ciencia de la vida), en el cual describe una serie de fenómenos morfogénicos bien establecidos que no pueden ser explicados en forma satisfactoria por las teorías mecanicistas basadas en el neodarwinismo. Sheldrake retoma el concepto de “campo morfogénico” descrito por Waddington y desarrolla la hipótesis de la “causalidad formativa”. Según este autor, los campos dinámicos y morfogénicos tienen una realidad física y son capaces de actuar a través del espacio y el tiempo, con lo cual influyen en el desarrollo de la forma y el comportamiento de los organismos por medio de la “resonancia mórfica”: la forma característica de una unidad mórfica dada es determinada por la forma de previos sistemas similares que actúan sobre la unidad mórfica a través del espacio-tiempo por el pro-

ceso de resonancia mórfica. De acuerdo con la teoría organísmica, los sistemas u “organismos” están organizados jerárquicamente en todos los niveles de complejidad. Dichos sistemas son denominados “unidades mórficas” por Sheldrake. El adjetivo “mórfico” (procedente de la raíz griega *morphe* = forma) enfatiza el aspecto estructural y la palabra “unidad”, a unicidad o totalidad del sistema. Así, los sistemas químicos y biológicos están compuestos por jerarquías de unidades mórficas. Por ejemplo, un cristal contiene moléculas, que a su vez contienen átomos, que a su vez contienen partículas subatómicas. Cada uno de estos niveles corresponde a un tipo de unidades mórficas. La unidad mórfica de mayor nivel coordina, por medio de su campo morfogénico, la organización de las unidades de nivel inferior que forman parte de ella. Por lo tanto, según Sheldrake, los campos morfogénicos, como las unidades mórficas, manifiestan una organización jerárquica. Sheldrake no intenta explicar el origen de los campos morfogénicos, pero estos campos son moldeados por la forma y el comportamiento de los organismos previos que pertenecen o pertenecieron a una especie determinada. Sheldrake sigue el ejemplo de Isaac Newton que formuló las leyes de la gravedad sin pretender explicar el origen y la causa de la propia gravedad. Asimismo menciona ciertos experimentos que parecen apoyar su hipótesis. En dichos experimentos grupos de ratas fueron entrenados para aprender nuevas rutinas de comportamiento. Posteriormente, grupos de ratas similares, pero ubicados en lugares distantes del sitio donde se llevó a cabo el entrenamiento original, fueron capaces de aprender las mismas rutinas de comportamiento pero con mayor eficiencia y rapidez. Este tipo de experimentos fueron documentados en las universidades de Harvard, Edimburgo y Melbourne durante el curso de los últimos cincuenta años.

Sheldrake presenta su hipótesis de la causalidad formativa como una hipótesis científica en el sentido de que es potencialmente falsificable a través de observaciones y experimentos, condición necesaria para demarcar las teorías científicas según el filósofo Karl Popper. Sin embargo, la hipótesis de Sheldrake tiene claras implicaciones metafísicas ya que introduce el nuevo concepto de causalidad formativa entre la causalidad consciente (encontrada en la experiencia) y la causalidad energética propuesta por la física. Por lo tanto, resulta difícil aceptar que la causalidad formativa es de naturaleza física a pesar de que su poder causal no es atenuado ni por el espacio ni por el tiempo.

Por otra parte, el investigador Lawrence Edwards ha desarrollado técnicas de geometría proyectiva que pueden ser aplicadas para comprender los fenómenos morfogénicos. El trabajo de Edwards se basa en esta rama de la geometría que tuvo su origen en el siglo XVI, posiblemente

te como consecuencia de los trabajos de Leonardo da Vinci y Albrecht Durer con respecto a la perspectiva pictórica. A mediados del siglo XIX, Arthur Cayley perfeccionó los métodos algebraicos de la geometría proyectiva los cuales fueron posteriormente transformados en geometría pura por Félix Klein. La geometría proyectiva es una geometría de puntos, líneas y planos, en la cual también se toma en cuenta el papel que juega el infinito, por lo cual los elementos de esta geometría muestran principios de polaridad y trinidad en sus interacciones.

Edwards ha utilizado los principios de esta geometría para establecer correlaciones entre los retoños de las plantas y las formas de las respectivas semillas. También ha demostrado que transformaciones geométricas proyectivas entre vórtices y formas simplificadas del útero dan lugar a proyecciones bidimensionales que corresponden a etapas morfogénicas sucesivas durante el desarrollo embrionario temprano (Fig. IV.5). El mismo grupo de transformaciones proporciona un modelo tridimensional del movimiento que lleva a cabo el embrión para formar el canal neural a lo largo de la placa neural inmediatamente después de la desaparición del llamado surco primitivo. El trabajo de Edwards guarda cierta relación con las ideas propuestas por Marcus Marci en el siglo XVII, en el sentido de que los rayos de luz actúan como fuentes de la for-

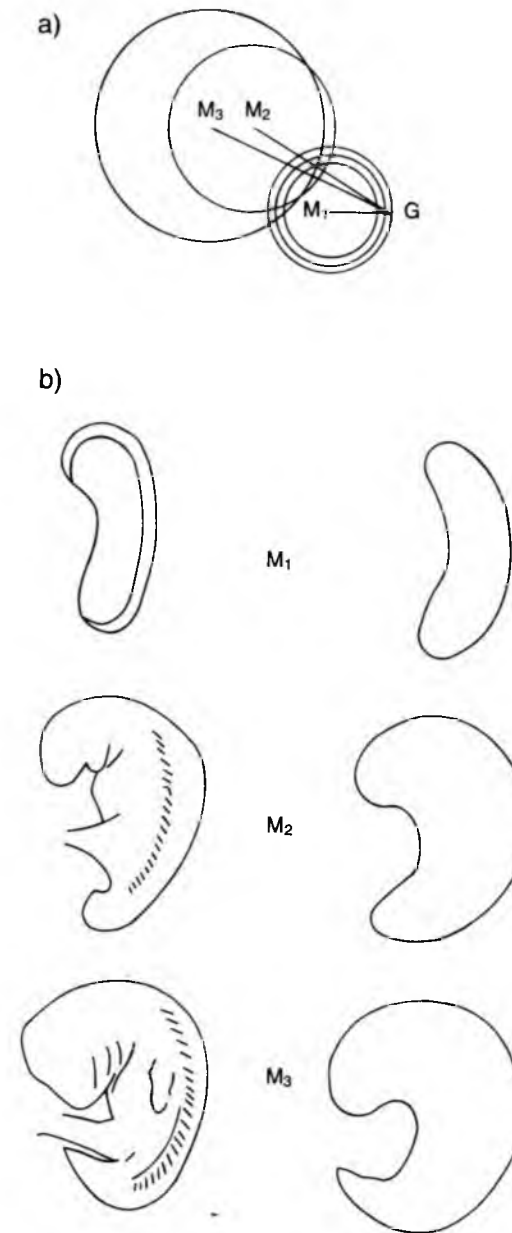


FIGURA IV.5 a) Este diagrama representa una curva en forma de vórtice (cono) cuyo ápex se encuentra en el punto de implantación (G) del cigoto en el útero. El vórtice corresponde a una curva que se desplaza de abajo hacia arriba formando un cono simple centrado en el punto G. El círculo doble representa la sección más ancha del fondo del útero vista desde el extremo opuesto (extremo cervical). El punto G está ubicado en la pared del útero. Los otros círculos corresponden a planos horizontales que se desplazan desde el fondo uterino hacia el extremo cervical del útero. M_1 , M_2 y M_3 corresponden a puntos sucesivos en los cuales el vórtice corta el plano invariante del fondo uterino. Los círculos corresponden a secciones horizontales producidas por el vórtice en su desplazamiento hacia el cuello uterino. El movimiento del vórtice produce secciones cuyo radio se incrementa en forma progresiva. b) Este vórtice que se origina en el punto de implantación del cigoto y se desplaza hacia el extremo cervical del útero, permite describir la actitud y disposición espacial del embrión en desarrollo. A la derecha se ilustran secciones horizontales producidas por el desplazamiento del vórtice desde su origen hacia el cuello uterino. A la izquierda se ilustran diferentes estadios progresivos del embrión en desarrollo. Nótese la similitud entre la morfología de las curvas y la actitud del embrión.

ma durante la embriogénesis, y también muestra similitudes con las ideas de Descartes y Gassendi quienes intentaron explicar la embriogénesis basándose en principios matemáticos y geométricos; ideas que resurgieron en los trabajos de D'Arcy Thompson, discutidos más adelante, a principio del siglo xx.

V. CAUSALIDAD Y COMPLEJIDAD

LA IDEA DE QUE EXISTEN procesos morfogenéticos ya estaba latente en el pensamiento de los primeros filósofos griegos, pero Aristóteles fue el primero en concebir los fenómenos naturales como procesos en busca de forma; la noción aristotélica de la realización o actualización de la forma potencial es de gran importancia. Sin embargo, no fue sino hasta principios del siglo xix cuando la idea de que existe una tendencia formativa o morfogenética adquiere mayor precisión en la noción de *Gestalt*, propuesta por Goethe, y en el concepto de *Bildungstrieb* (*nisus formativus*), aplicado por Blumenbach al reino orgánico. Posteriormente, Ernst Haeckel, Wilhem Roux y Hans Driesch iniciaron el estudio riguroso de los procesos morfogenéticos en biología, y durante el siglo xx se han logrado importantes avances en la comprensión de los factores involucrados en la formación de moléculas y cristales.

Como ya fue mencionado, las teorías morfológicas contemporáneas implican la necesidad de modificar ciertos paradigmas o de añadir nuevos paradigmas en el ámbito de la ciencia. Debido a que las teorías morfológicas privilegian el estudio de los aspectos fenomenológicos, cualitativos y discontinuos de la naturaleza, por encima del estudio de sus aspectos regulares y cuantitativos, es necesario proceder a la discusión de una noción fundamental para todo razonamiento científico: la noción de causalidad; antes de proceder a la presentación de ciertas teorías morfológicas basadas en una noción de causalidad más amplia y compleja que la adoptada por la ciencia reduccionista y tradicional.

LA CAUSALIDAD SEGÚN ARISTÓTELES

El desarrollo de cualquier teoría dirigida a establecer una concepción general del universo depende en forma muy importante de la manera como se entiende el llamado principio de causalidad. Por lo tanto, cabe preguntarnos ¿qué es una causa? Esta palabra forma parte del lenguaje cotidiano y quizá tuvo su origen en la experiencia, común a todos los seres humanos, de poder producir cambios en el universo por medio de nuestras acciones espontáneas. Dichos cambios constituyen "efectos" y las actividades que los producen son las "causas". Bertrand Russell anotó que el concepto de causa está ligado al concepto de vo-

luntad, a pesar de que esto es contrario a los postulados de la ciencia positiva.

En la Antigüedad, la noción de causa permaneció vagamente definida hasta que Aristóteles se planteó el análisis de la causalidad. El término griego "αἰτία" (*aitia*) empleado por Aristóteles tiene un significado más amplio que la palabra causa, ya que significa todo aquello que contribuye a la producción de un efecto. Aristóteles hizo notar que se requieren cuatro elementos para la constitución de un nuevo objeto. En primer lugar, se requiere aquello a partir de lo cual se hace dicho objeto, es decir, la *causa material*. En segundo lugar, se requiere algo que otorga su naturaleza específica al objeto, o sea, la *causa formal*. En tercer lugar, se requiere alguien o algo que induce a la causa formal en la causa material o sea, la *causa eficiente*. Por último, se requiere un principio teleológico o motivo, en razón del cual actúa la causa eficiente; este motivo constituye la *causa final*. Así, en la producción de una estatua, la causa material corresponde al bloque de mármol original; la causa formal será la figura cincelada en el mármol; la causa eficiente corresponde al escultor que cincela la estatua, y la causa final corresponde a la idea, concepto o apariencia representada en la estatua.

La doctrina aristotélica de la causalidad consiste en la determinación de las relaciones entre los cuatro tipos de causa y confirma la relación entre la idea de "causa" y la idea de "voluntad", ya que en el cosmos aristotélico, la causa eficiente de los movimientos regulares de las esferas celestes es una inteligencia que opera en forma análoga a la voluntad humana. Sin embargo, se debe anotar que desde el punto de vista aristotélico, el concepto de causa final no implica la noción de un agente cuya intención es la constitución de un objeto en particular.

Según Aristóteles, la noción de causa final está muy cercana a la noción de "función" o "propósito" de manera que se puede decir que la causa final del ojo es la vista, sin que esto implique la existencia de un diseñador consciente que dio forma al ojo para satisfacer el propósito de la visión. La confusión entre causa final y un agente consciente es consecuencia de la interpretación teológica de las categorías aristotélicas de la causalidad; dicha interpretación tiende a establecer una equivalencia entre la noción de Dios o divinidad y la causa final de los fenómenos naturales. La ciencia basada en el positivismo sólo toma en cuenta la causa material y la causa eficiente para explicar la ocurrencia de los fenómenos naturales. En buena medida, esta deliberada ignorancia de las causas finales se apoya en un afán de deslindarse de cualquier postura religiosa que pudiera interferir con una descripción neutral y objetiva de la naturaleza.

CAUSALIDAD Y COMPLEJIDAD

Las teorías científicas aspiran a representar en forma cada vez más completa el orden de la naturaleza. Una estrategia para lograr dicho objetivo consiste en seleccionar, a partir de la compleja totalidad de los procesos naturales, aquellos procesos más simples que pueden ser representados y descritos en forma separada, como si tales procesos se encontraran aislados. Se considera que el método de selección tiene éxito cuando conduce a una representación más simple de los fenómenos observados, en la cual muchos procesos diferentes son descritos como variaciones de una sola morfología (forma del proceso). La extrema complejidad de una teoría científica puede ser el resultado de un método inadecuado para seleccionar procesos individuales que deben ser representados en forma separada.

El principio de causalidad ha sido analizado ampliamente, pero la posibilidad de interpretarlo y utilizarlo como una regla para seleccionar procesos aislables no ha sido reconocida. En relación con las teorías científicas, el principio de causalidad y el principio de razón suficiente son equivalentes: ambos principios afirman que cada efecto debe tener una causa. Esto implica que un proceso en particular sólo puede ser descrito por separado del resto del universo cuando dicho proceso es causalmente autónomo, de manera que cada efecto puede ser adscrito a una causa interna a partir del punto inicial de selección. Así, el principio de causalidad es una condición general que debe ser satisfecha cuando se seleccionan procesos aislables. Tales procesos son aislables desde el punto de vista de una representación científica que muestra una continuidad causal interna. Si un proceso cualquiera muestra un elemento arbitrario, o sea, una característica que no puede ser imputada o adscrita a una causa previa presente dentro de tal proceso, entonces dicho proceso no puede ser descrito por separado, ya que para poder describirlo es necesario incluir una causa externa al proceso. La continuidad causal interna significa la ausencia de nuevas características que aparecen en forma arbitraria. Por lo tanto, debe existir continuidad causal interna en todo proceso aislable sujeto de ser descrito por separado. Esta situación obliga a preguntarse cuáles son las condiciones exactas para establecer una continuidad causal y qué tipo de causa es necesaria para dar cuenta de un efecto en particular.

Quizá la característica más importante de cada ciencia en particular radica en el tipo de relación causa-efecto que presupone y, por consiguiente, en la clase de sistemas (procesos) que son considerados como aislables por dicha ciencia en particular. La presunción más simple, afirma

que *la causa es igual al efecto*. A partir de esta presunción se puede trazar la continuidad causal de un proceso aislable como una secuencia perpetua de causas y efectos equivalentes que constituyen un aspecto de permanencia sin cambio bajo un proceso con apariencia cambiante. El eslabón racional entre los estadios tempranos y tardíos del proceso se encuentra en un principio de permanencia. En las ciencias cuantitativas dicho principio adquiere un significado preciso en los principios de conservación de las partículas, la masa y la energía. Así, el proceso estudiado es entendido por medio de la abstracción de una cantidad o magnitud invariante y atemporal. Desde este punto de vista, la relación causa-efecto es simétrica; la relación entre los estadios tempranos y tardíos de cualquier proceso es simétrica con respecto a los factores causales que determinan su curso: el número de partículas, la masa y energía totales son iguales al principio y al final del proceso.

La presunción de que la causa es equivalente al efecto se origina en el atomismo griego y es un postulado fundamental de la teoría atómica dominante a principios del siglo XX. Para esta teoría los elementos fundamentales de la naturaleza son unidades perennes y constantes. Basada en tales principios la física cuantitativa pudo abstraer, basada en los fenómenos observados, procesos ideales y reversibles desde el punto de vista temporal. Tales procesos son descritos por funciones energéticas cuantitativas que son conservadas en estos procesos considerados como si estuvieran aislados. J. R. Mayer basó el principio de conservación de la energía en la ley general de la indestructibilidad cuantitativa de las causas. Esta presunción ha tenido tanto éxito que muy pocos han notado que se trata tan sólo de una presunción y, por lo tanto, pocos se atreven a ponerla en duda. Así, algunos científicos y filósofos de renombre han propuesto que el supuesto método científico sólo puede ocuparse de los aspectos permanentes y cuantitativos de los fenómenos naturales, mientras que otros han sugerido que el intelecto humano está condicionado de tal manera que la comprensión de las características intrínsecas de los procesos naturales escapa a la razón.

A pesar de lo anterior, cabe la posibilidad de concebir la continuidad causal, que relaciona los estadios tempranos y tardíos de cualquier proceso como un proceso en sí mismo, como un patrón universal de cambio unidireccional que ocurre en todas partes. El factor invariante en este proceso no necesita ser atemporal, sino presentar una tendencia universal hacia una condición final bien definida. Así, quizá el fundamento del orden natural no se basa en un principio de permanencia, sino en el patrón universal de un proceso que muestra una invariante tendencia unidireccional, pues aquello que elude al intelecto racional no es el cambio en sí mismo, sino el cambio arbitrario.

CAUSALIDAD UNIDIRECCIONAL

Es posible construir una teoría científica más amplia a partir del concepto de desigualdad de causa y efecto. La desigualdad es una relación más general que la igualdad puesto que incluye un aspecto más amplio y se aproxima a la igualdad cuando la desigualdad tiende a cero. En esta situación el ámbito de una relación asimétrica, tal como *más grande que*, incluye con frecuencia relaciones simétricas, del tipo *igual a*, como casos límites especiales. Así, el campo de la desigualdad puede incluir a la igualdad; la no simultaneidad incluye a la simultaneidad y la asimetría espacial incluye a la simetría espacial.

Las relaciones asimétricas de cantidad, tiempo y espacio (*más grande que*, *más temprano que*, etc.) son más generales que las relaciones simétricas correspondientes y, por lo tanto, pueden ser utilizadas para definir las relaciones simétricas (*igual a*, *simultáneo con*, etc.), que forman la base de la física cuantitativa. La futura ciencia de la desigualdad, la irreversibilidad y la asimetría comprende más casos y aspectos de la naturaleza que la ciencia actual de la igualdad, la reversibilidad y la simetría. La ciencia de la desigualdad puede incluir a la ciencia de la igualdad como una rama particular. Así, la ciencia de las ecuaciones y cantidades deviene parte de una ciencia más general: *la ciencia de la forma y el orden*.

En los procesos aislados, cuando dos componentes A y B son equivalentes en cada momento y en todos sus aspectos, no pueden perder dicha equivalencia en forma subsecuente. Todo efecto debe tener una causa y, por definición, no puede existir previamente ninguna causa interna que pueda producir una distinción entre A y B. Toda distinción presente en un momento dado debe ser referida en forma retrospectiva a distinciones más tempranas: si una balanza está calibrada en forma adecuada y los pesos son equivalentes, los brazos de la balanza deben permanecer en equilibrio ya que, en principio, no existe una razón suficiente para que esto no sea así.

La intuición fundamental de la física y la primera característica necesaria de la causalidad clásica se manifiestan en el *principio de simetría*: la simetría de las causas debe repetirse en los efectos de tales causas, y cualquier asimetría de los efectos debe estar ya presente en las causas. El grado de simetría de un proceso aislado no puede disminuir; no es posible que surjan nuevas asimetrías en un proceso aislado. En este principio está implicada la idea de que la aparición de una nueva asimetría sería arbitraria y, por lo tanto, contraria al *principio de razón suficiente*. En términos generales, lo anterior significa que la acción de la

naturaleza debe operar sobre distinciones ya existentes, pues dicha acción de la naturaleza no puede producir nuevas distinciones donde éstas no existían previamente. Incluso *el principio de incertidumbre* aplicado a la descripción de los eventos microscópicos considerados por la mecánica cuántica, no puede infringir el principio de razón suficiente, ubicado en un nivel más profundo y fundamental que los procesos de medición o cuantificación.

A pesar de que no pueden surgir nuevas diferencias o distinciones en un proceso aislado, es factible que en dicho proceso desaparezcan diferencias o distinciones más tempranas. Por ejemplo, las diferencias de temperatura se desvanecen en los procesos de difusión, y las asimetrías estructurales desaparecen en la medida en que se forman nuevas estructuras simétricas. La continuidad causal de un proceso puede ser trazada en forma unidireccional desde los estadios iniciales hacia los estadios tardíos; sin embargo, esto no es necesariamente factible en el sentido opuesto, o sea, de los estadios tardíos hacia los estadios iniciales.

Los principios de causalidad y de razón suficiente no excluyen la disminución y desaparición de diferencias o asimetrías iniciales, sólo la aparición arbitraria de nuevas diferencias o asimetrías resulta contraria a la razón. En 1873, James Clerk Maxwell señaló que en los procesos de difusión es posible hacer predicciones, pero por lo general en dichos procesos los estadios anteriores no pueden ser inferidos a partir de los estadios actuales, ya que las diferencias previas pueden haber desaparecido sin dejar huella. Es posible predecir que un fluido caliente y un fluido frío alcanzarán una temperatura uniforme después de haber sido mezclados, pero no es posible inferir de este resultado final la diferencia de temperatura original. Según Clerk Maxwell en la mayoría de los procesos naturales "el proceso profético es susceptible de solución, mientras que el problema histórico es insoluble salvo en casos muy particulares" (Whyte, 1949, p. 19).

En 1894, Pierre Curie enunció lo anterior como una característica intrínseca de la causalidad física: una asimetría presente en las causas puede desaparecer en los efectos, de modo que la simetría de los efectos puede ser más grande que la presente en las causas de tales efectos. En un proceso aislado, el número de elementos de simetría espacial no puede disminuir pero sí puede aumentar.

La naturaleza de la causalidad física deja abierta la posibilidad de que existan procesos unidireccionales en los cuales causa y efecto no son iguales (equivalentes), de manera que los estadios tardíos de tales procesos son más simétricos que los estadios tempranos. Así, la primera característica de la causalidad —expresada en el principio de simetría— resulta necesaria: la simetría es preservada en los procesos aislados. Sin

embargo, la segunda característica de la causalidad física es considerada como una hipótesis o posibilidad: la asimetría puede disminuir en los procesos aislados. La llamada *teoría unitaria* convierte la posibilidad lógica anterior en el axioma de una nueva ciencia causal de los procesos unidireccionales, de la misma manera en que la conservación de la simetría constituyó la intuición fundamental de la física cuantitativa. Así, la disminución de la asimetría en los procesos aislados constituye la intuición fundamental de una posible nueva ciencia basada en *el principio unitario* o *principio de unitariedad*: la asimetría tiende a desaparecer y esta tendencia es realizada en los procesos aislados. En el enunciado anterior, asimetría significa una desviación observable de algún tipo de simetría espacial tridimensional, latente en un sistema (proceso aislado) o parte finita de dicho sistema. Simetría es la invariancia de las partes finitas de una estructura con respecto a las rotaciones o traslaciones de dicha estructura y se manifiesta por medio de la repetición regular de elementos espaciales equivalentes. La simetría latente de un sistema, o una parte del sistema, es la simetría hacia la cual tiende dicho sistema en la medida en que tal sistema constituye un proceso aislable. La tendencia de un sistema es el proceso unidireccional de disminución de la asimetría que ocurre en ausencia de factores externos. Sistema y proceso son términos equivalentes; el carácter de un sistema o proceso se refiere a los elementos de simetría que están presentes, latentes, en curso de desarrollo o ausentes. El llamado principio unitario se dirige a representar todo tipo de proceso aislable como variante de una forma (morfológica) única.

En el ámbito del principio unitario el término asimetría debe ser distinguido de la "asimetría" manifestada por los enantiómeros moleculares (isómeros levorrotatorios y dextrorrotatorios), que constituyen imágenes especulares de la misma molécula; se conoce como "quiralidad" a esta propiedad mostrada por ciertas moléculas. Un patrón espacial quiral es aquel cuya imagen en el espejo (especular) no puede coincidir con el patrón mismo (Fig. V.1).

Cada tipo de asimetría puede ser representado por un vector con dirección localizada dentro del sistema, es decir, por una flecha orientada que define la desviación observable o distorsión del sistema a partir de un tipo específico de simetría. La disminución de cierta asimetría puede ser observada incluso cuando no es posible "medir" la propia asimetría. Por razones prácticas la asimetría puede ser considerada como una cantidad vectorial. El principio unitario permite representar las fases aislables de un proceso, o sistema en particular, como distorsiones provocadas por un sistema más amplio del cual forman parte dichas fases aislables, mismas que son eliminadas en forma progresiva en la medida

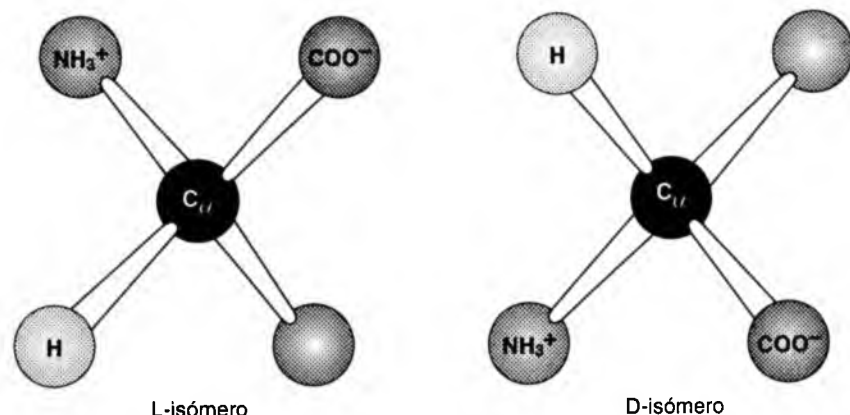


FIGURA V.1 En el caso de los aminoácidos, el arreglo tetrahédrico de cuatro distintos grupos químicos organizados alrededor del carbono alfa les confiere actividad óptica. Las dos formas enantioméricas o especulares de cada aminoácido se denominan L-isómero y D-isómero, respectivamente. La actividad óptica consiste en la capacidad de desviar un haz de luz polarizada hacia la izquierda (levorrotación) en el caso del L-isómero, o hacia la derecha (dextrorrotación) en el caso del D-isómero.

en que el sistema en cuestión se define y aísla de su entorno al perfeccionar su propia simetría característica. Así, los sistemas aislables son aquellos que están en curso de aislarse a sí mismos y sólo son observables cuando dicho proceso de aislamiento está todavía incompleto.

La teoría unitaria busca identificar la tendencia a la simetría en todos los ámbitos, aunque, es particularmente relevante con respecto a la cuestión del origen de la forma y la organización biológicas, también es factible citar aplicaciones de esta teoría en la física fundamental. La tendencia formativa —o disminución de la asimetría— está presente en todos los casos de desarrollo de patrones simétricos y en la génesis de un orden regular, ya sea éste de posición u orientación. Ejemplos notables de lo anterior son el crecimiento de cristales, la formación de moléculas simétricas, la extensión y multiplicación de patrones moleculares específicos y la formación de patrones complementarios. En todos los casos anteriores se forman y extienden patrones espaciales específicos. Otros ejemplos físicos son aquellos procesos en los cuales vectores físicos elementales tienden a tomar orientaciones regulares o idénticas, como en el caso de las valencias polares, ejes dipolos, interacciones entre los espines de los electrones y la inducción de polarización eléctrica.

— La tendencia de los sistemas físicos hacia un mínimo de energía libre

(energía potencial) ilustra la tendencia unitaria hacia la simetría. Siempre que existe en un sistema físico la tendencia hacia la uniformidad de distribución o partición igualitaria de alguna cantidad escalar, como la temperatura, existe también una tendencia hacia la simetría; pero, en este caso, la cantidad escalar representa por lo general el estado promedio de distorsión de las estructuras fundamentales presentes en cualquier pequeña región de dicho sistema. La tendencia unitaria se manifiesta entonces como la eliminación de una asimetría de distribución causada por algún factor externo previo, que puede ser descrito como una disminución del gradiente de una cantidad escalar estadística (procesos de difusión, incremento de entropía, etcétera).

SIGNIFICADO GENERAL DEL PRINCIPIO UNITARIO

El principio unitario define un método universal para seleccionar procesos causales dentro de la complejidad natural, así como una forma general de procesos causales a partir de la cual todos los procesos aislables pueden ser descritos como casos particulares. El principio unitario combina en la forma más simple posible las relaciones espaciales y temporales que constituyen los elementos fundamentales de cualquier teoría general de procesos o sistemas. Esto se logra al utilizar relaciones asimétricas que incluyen como casos límite a las relaciones simétricas correspondientes, y por lo tanto en el marco del principio unitario, la finalidad corresponde a la forma más general e importante de causalidad. En el concepto de una simetría espacial decreciente se correlaciona la asimetría espacial de las formas observadas con la asimetría temporal de la sucesión de los eventos. Dicha correlación se logra identificando la relación asimétrica de más grande a más pequeña asimetría espacial con la relación asimétrica de la sucesión temporal.

En el marco de la teoría unitaria, la asimetría es considerada como la causa del cambio y la simetría como la base de la estabilidad. La inestabilidad de un sistema implica la existencia de asimetría y la estabilidad de dicho sistema implica simetría. Los conceptos anteriores sugieren la posibilidad de transformar a la física en una rama de la geometría; así, la indestructibilidad de las causas propuesta por J. R. Mayer es reemplazada por el postulado de que las causas son eliminadas por los propios procesos a los cuales dieron origen. La tendencia a la reducción de la asimetría constituye el principio formativo (morfogenético) necesario para explicar el desarrollo y estabilidad de las formas regulares observadas en la naturaleza. En los procesos aislables más elementales, la tendencia a la reducción de la asimetría culmina en el desarrollo de patrones

simétricos estables, mientras que en sistemas más complejos la tendencia anterior da como resultado el rítmico proceso de los diversos patrones morfológicos observados en el mundo orgánico. La tendencia a la reducción de la asimetría está presente en todos los procesos en los cuales ciertas entidades, supuestamente separadas, parecen cooperar para generar una forma, ya sea en los procesos "cooperativos" observados en el mundo inorgánico o en los procesos orgánicos. Autores, como el notable embriólogo experimental Hans Driesch, considera que estos procesos manifiestan la operación de un agente no estructural llamado *entelequia*, el cual es irreducible a los principios de la fisicoquímica y representa la actualización del potencial vital, energía o ánima (en términos aristotélicos), que individualiza y delimita el desarrollo de los seres orgánicos. El principio unitario puede ser considerado como una fusión de la *entelequia* y la estructura subyacente en todo fenómeno.

En el marco de la teoría unitaria, cada fase aislable de un sistema o proceso comienza en un umbral y termina en un punto (estado) en el cual desaparece la asimetría característica del proceso en particular. De hecho, cada fase aislable de un proceso consiste en la disminución y desaparición de una asimetría que originalmente forma parte de un proceso o sistema más extenso. Cada fase aislable consiste en la separación de una simetría característica y es aislable en la medida en que constituye el proceso de aislamiento de un sistema con respecto a su entorno (medio ambiente). La simetría representa un límite que es aproximado en la medida en que aumenta el grado de aislamiento de un sistema, pero dicha simetría nunca es absoluta ya que en el universo ningún proceso de aislamiento es verdaderamente completo. Así, los principios de conservación resultan aplicables a los casos límites de sistemas aislados y a los cambios cíclicos manifestados por dichos sistemas en condiciones límites. El principio unitario es más amplio que los principios de conservación, ya que incluye la descripción del proceso de separación o aislamiento de un sistema físico. El principio unitario es capaz de describir o representar el proceso de aislamiento tanto en la totalidad del universo como en aquella parte del universo que corresponde a la mente, por medio de la cual la representación mental de un sistema es separada o aislada de su entorno. Sin embargo, un proceso unitario completo resulta inobservable ya que dicho proceso equivale al proceso de un sistema en curso de volverse inobservable. Cuando la simetría de un sistema es perfecta y permanente, dicho sistema se vuelve inobservable. Los procesos de carácter unitario son observables debido a que, en principio, la tendencia de un sistema es siempre identificable.

Cuando una simetría preexistente desaparece en el curso de cualquier

proceso, dicho proceso no es separable o aislable y debe ser tratado como un elemento o componente de un proceso más extenso. Cuando en un proceso dado no desaparece por completo una asimetría característica y la correspondiente simetría latente no se hace explícita, entonces se debe establecer que dicho proceso es un componente de otro proceso o sistema más extenso. Cuando surgen nuevos patrones en un proceso determinado —como en el caso del desarrollo morfogenético y la diferenciación celular que constituyen el proceso de embriogénesis— dichos patrones son consecuencia de la interacción de patrones preexistentes, toda novedad morfológica debe ser referida a la interacción entre formas preexistentes y toda interacción debe ser interpretada como el desarrollo de una simetría en un vasto proceso que comprende a todos los componentes que interactúan en el mismo.

Todas las formas de interacción específica capaces de discriminar entre sistemas con estructuras diferentes (por ejemplo: las correspondencias estéricas entre grupos químicos, las interacciones enzima-sustrato, las reacciones antígeno-anticuerpo, las interacciones entre receptores celulares y sus ligandos específicos, las interacciones entre ciertos virus y sus receptores celulares específicos), o las correlaciones entre estímulos y patrones (configuraciones) de respuesta orgánica, son manifestaciones del desarrollo de simetrías características. En el marco de la teoría unitaria, la especificidad selectiva es la manifestación de un carácter simétrico que está en curso de desarrollo dentro de un sistema compuesto por dos entidades que interactúan.

El principio unitario es de carácter estructural y puede aplicarse a la estructura última (fundamental) de núcleos, átomos, moléculas y patrones más extensos. Las propiedades de los sistemas de gran escala y sus procesos pueden ser tratadas como consecuencias indirectas de la aplicación del principio unitario a la estructura fundamental de tales sistemas. Sin embargo, resulta una gran paradoja que la asimetría tiende a disminuir a pesar de que ni el universo ni cualesquiera de sus partes alcanza un final estático, ya que ningún sistema es completamente aislable ni en forma permanente desde cualquier punto de vista. Todo sistema tiende a perfeccionar su propia simetría interna, pero también tiende a desarrollar su simetría con respecto a sistemas vecinos, en tanto que forma parte de otros sistemas más extensos, para lograr armonizar con el estado general del universo.

El universo se encuentra en condiciones finitas de asimetría, inestabilidad y perturbación; por lo tanto, todo sistema local participa también de estas perturbaciones. Todo sistema aislable tiende hacia un estado simétrico, pero ningún sistema permanece aislado en forma indefinida. La naturaleza misma constituye un sistema de sistemas perturbado y,

por lo tanto, nunca y en ninguna parte se observa un punto final de los procesos naturales. Los métodos de la física clásica se basan en conceptos de constancia y permanencia difícilmente aplicables a un orden natural sujeto a un continuo proceso de cambio.

BREVE HISTORIA DEL PRINCIPIO UNITARIO

Los fundamentos de la ciencia cuantitativa y exacta, establecidos por sabios como Galileo, Descartes y Newton, no pueden ser adaptados del todo al punto de vista de una ciencia eminentemente cualitativa como la propuesta en el marco de la teoría unitaria. Esta discontinuidad epistemológica plantea una profunda revisión de los conceptos utilizados para comprender y explicar el orden natural. En su estado actual, la teoría unitaria implica los siguientes aspectos: una vaga noción de procesos formativos (morfogenéticos); la noción de proceso como un movimiento que va de la inestabilidad hacia la estabilidad; la interpretación de la inestabilidad como consecuencia de diferencias preexistentes y la correlación de estabilidad con simetría; la posibilidad de que exista la causalidad unidireccional, y la importancia de las relaciones asimétricas.

La noción de un proceso que va de la inestabilidad hacia la estabilidad ya estaba implícita en la observación de Leonardo da Vinci en el sentido de que las fuerzas motrices buscan el reposo y actúan en la medida en que se disipan. Posiciones similares a la anterior se hicieron comunes durante la segunda mitad del siglo XIX después de la formulación de la llamada segunda ley de la termodinámica. Dicha ley fue formalizada por medio de la introducción de una función de estado denominada entropía del sistema. El término griego "entropía" expresa la idea de retorno o inversión, dicha función fue introducida en 1854 por Rudolf Clausius. La entropía es una función monotónica y creciente que en cualquier sistema alcanza un máximo en el estado de equilibrio, donde el sistema deja de evolucionar al encontrarse en un estado de degradación completa caracterizado por un valor uniforme del conjunto de sus parámetros termodinámicos (temperatura, presión, etc.). Por lo anterior, la entropía es comúnmente interpretada como una medida del desorden presente en un sistema. Ludwig Boltzmann formuló un fundamento teórico para dicha interpretación al establecer una equivalencia entre la entropía y el número posible de configuraciones moleculares correspondientes a un estado determinado del sistema analizado, es decir, la entropía equivale al número de combinaciones moleculares (complexiones) posibles para lograr un estado particular del sistema estudiado. Así, la entropía expresa una evolución del sistema hacia su estado más probable que también

corresponde a su estado más desorganizado. La aplicación de esta ley, o principio, al universo entero implica que el universo se dirige hacia un estado homogéneo e indiferenciado en el cual serán abolidas todas las diferencias de temperatura y, por consecuencia, ya no será posible ningún tipo de movimiento macroscópico. Sin embargo, la segunda ley de la termodinámica sólo ha sido establecida rigurosamente para los sistemas aislados y, por lo tanto, resulta un tanto arriesgado extrapolarla al universo entero, ya que las condiciones de aplicación de esta ley son las que corresponden a sistemas aislados y finitos considerados en términos de magnitudes macroscópicas y escalas temporales humanas. La segunda ley no fue enunciada, ni ha sido verificada, para el caso de escalas espacio-temporales de orden cosmológico, ni tampoco para escalas propias de los fenómenos subatómicos.

Herbert Spencer reconoció la existencia de una tendencia generalizada hacia el equilibrio. G. T. Fechner sugirió que todo sistema se mueve desde estados inestables hacia estados más estables. J. Petzoldt enfatizó que el principio de la tendencia hacia la estabilidad constituye la ley más general aplicable a los procesos naturales y concluyó que dicha ley demuestra que todo proceso natural es guiado o dirigido. J. R. Mayer sugirió que la inestabilidad es la evidencia de la existencia de diferencias y denominó "fuerzas" a tales diferencias, luego propuso que los diferentes tipos de fuerzas físicas se deben a la presencia de varios tipos de diferencias. Ernst Haeckel planteó la cuestión del origen de las leyes morfogénicas de la naturaleza, fundamental en los ámbitos de la física, la biología y la psicología. Ernst Mach destacó las ideas de Mayer y otras similares propuestas por Karl Ewald Hering y Richard Avenarius, y propuso que "nada ocurre en ausencia de diferencias". E. Mallard fue quizá el primero en asociar estabilidad con simetría espacial, al sugerir que dicha tendencia hacia la simetría es una de las grandes leyes de la naturaleza inorgánica y una manifestación de la tendencia general de la naturaleza hacia la estabilidad. En 1894, Pierre Curie publicó un artículo clásico sobre la simetría de las magnitudes físicas "Sur la symétrie des grandeurs physiques", en él formuló un principio metodológico general, según el cual los efectos pueden ser más simétricos que sus causas sin que esto implique una violación del principio de causalidad propuesto por la ciencia cuantitativa y exacta. Posteriormente, los trabajos matemáticos de Bertrand Russell sobre el papel de las relaciones asimétricas como fuentes de órdenes seriales sugirieron que las ideas de Curie podían ser aplicadas a la ciencia en general. Hacia 1920 las nociones de tendencia morfogénica; de movimiento generalizado hacia la estabilidad; de asociación entre estabilidad y simetría, y de la posibilidad de causalidad unidireccional empezaron a conformar un nuevo punto de vista

científico, que estudia a los procesos como patrones (configuraciones) de interacciones cambiantes. Sin embargo, fue la filosofía, gracias a la obra de A. N. Whitehead y Henri Bergson, la primera en establecer la primacía de los procesos históricos (procesos unidireccionales desde el punto de vista espacio-temporal) en el universo natural. En 1924, W. Koehler se basó en las ideas de Mach y Curie para formular la noción de que en todo proceso aislado desaparecen las asimetrías en la medida en que dicho proceso se aproxima a un estado uniforme. Esta noción fue entendida como una tendencia hacia el desarrollo de configuraciones simples y sirvió como un concepto básico de la escuela de psicología de la percepción conocida como *Gestalt*. Alrededor de 1931, diversos autores enunciaron el principio unitario como una regla general que explica la generación de patrones estructurales o espacio-temporales simétricos: en un proceso o sistema, los estadios más simétricos son consecuencia de previos estadios menos simétricos.

En 1935, P. Renaud reformuló el postulado de Pierre Curie, haciéndolo más general y preciso desde el punto de vista matemático. A. Sellerio, por su parte, intentó fundir el postulado de Curie y la segunda ley de la termodinámica en una regla general de incremento de la simetría estructural en todo sistema aislado. En 1949, Lancelot L. Whyte publicó la primera obra, *The Unitary Principle in Physics and Biology*, que describe en forma detallada los principios de la teoría unitaria, y que muestra importantes paralelismos conceptuales con varias teorías morfológicas actuales como la teoría de catástrofes y la semiofísica (desarrolladas por René Thom); la teoría de estructuras disipativas (desarrollada por G. Nicolis e Ilya Prigogine); la teoría del caos estructural (desarrollada por James Yorke); la teoría de los atractores extraños (desarrollada por David Ruelle y Floris Takens); la teoría de fractales (desarrollada por Benoit Mandelbrot); la teoría de sistemas anticipativos (desarrollada por Robert Rosen); la homeodinámica (desarrollada por F. E. Yates); la teoría de sistemas autopoieticos (desarrollada por Humberto Maturana y Francisco Varela); la teoría estructuralista de la evolución (propuesta por G. C. Webster y B. C. Goodwin). Algunas de estas teorías serán discutidas con mayor detalle en los capítulos siguientes y todas ellas son ejemplo de las llamadas teorías de la complejidad.

VI. LA AUTONOMÍA DE LA FORMA

LAS TEORÍAS MORFOLÓGICAS CONTEMPORÁNEAS

TODA TEORÍA MORFOLÓGICA busca describir y explicar el surgimiento, la permanencia y desaparición de las formas. Durante los últimos tres siglos, correspondientes al periodo de consolidación de la ciencia natural basada en principios mecánicos y cuantitativos, los procesos de morfogénesis o procesos morfogenéticos han recibido una atención muy limitada. Como dice el matemático René Thom: en principio, la física tiene como objeto el estudio de la materia y sus interacciones; por lo tanto, debería ocuparse de explicar una de las manifestaciones más espectaculares de la naturaleza que consiste en la existencia de objetos que presentan formas típicas. Así, mientras que la biología y la geología son disciplinas con una importante base morfológica; la física da la impresión de ignorar la noción de forma.

Según los conceptos de la física clásica, los cuerpos físicos son prácticamente informes ya que son idealmente reducidos a masas puntuales sobre las que actúa cierto número de fuerzas. Por lo tanto, la forma de los objetos materiales es entendida como un mero accidente y no es considerada como una entidad autónoma regida por sus propias leyes, sino como el resultado de la acción de fuerzas internas y externas que actúan sobre el objeto en que se manifiestan. La forma es concebida como el resultado de modificaciones físicas elementales, o sea, como una más de las reacciones de la materia.

La oposición entre la física clásica y las disciplinas morfológicas radica en el dilema continuo-discontinuo. Las disciplinas morfológicas como la biología y la lingüística estudian fenómenos que representan un continuo espacio-temporal. En el caso de la biología, el continuo está dado por el organismo, y en la lingüística por el propio lenguaje. Así, las disciplinas morfológicas se encargan de reconocer y describir elementos recurrentes y estables, ya sean células o morfemas lingüísticos. Según Thom, el propósito de una teoría morfológica consiste en precisar los agregados espacio-temporales que pueden ser conformados por tales elementos de manera estable y repetitiva. En el ámbito de la biología, las células se agregan para formar tejidos, los tejidos forman órganos y los órganos estructuran el organismo vivo. En la lingüística los morfemas se agregan en sílabas, las sílabas en palabras y las palabras en frases. De un modo

general, las disciplinas morfológicas reconstituyen el continuo empírico en medio de una situación combinatoria de elementos discretos. Por su parte, la física clásica parte de un conjunto discreto de partículas que interactúan. Sin embargo, dichas interacciones son modeladas con la ayuda de grupos de simetrías globales en el espacio-tiempo que constituyen objetos matemáticos esencialmente continuos. Las partículas son centros de fuerza desde los cuales la acción de dichas fuerzas se extiende y propaga contiguamente en el espacio-tiempo. Así, mientras que las disciplinas morfológicas parten del continuo para intentar volverlo discreto, la física parte de lo discreto (las partículas) y lo prolonga, lo extiende o lo vuelve continuo.

Es probable que el desinterés de la física moderna con respecto a la forma de los fenómenos naturales, se deba a la incapacidad de la herramienta matemática clásica para describir y comprender discontinuidades. Una forma es algo que se distingue de un trasfondo y constituye la manifestación de una discontinuidad en las propiedades del medio. En general, los modelos físicos clásicos son incapaces de formalizar las discontinuidades empíricas debido a que utilizan funciones matemáticas regulares que son continuas por naturaleza. Esta primacía del continuo creado a partir de lo discreto es legitimada por la necesidad subyacente en la ciencia moderna de poder actuar sobre el orden natural, de predecir con precisión la evolución de los fenómenos naturales, o sea, de querer deducir a partir de los estados iniciales de un fenómeno los estados ulteriores del propio fenómeno. El método general para lograr dicho propósito consiste en determinar experimentalmente la forma en que el fenómeno evoluciona localmente durante un periodo infinitesimal (entre t y $t + dt$), luego se procede a integrar el conjunto de tales evoluciones locales dentro de una evolución global. Para lograr esto la ciencia dispone de una herramienta eficaz: el cálculo diferencial e integral, cuya utilización tiene por objeto la eliminación de lo discontinuo, que es simplemente ignorado o considerado como una especie de caso límite del propio continuo. La aplicación generalizada de los métodos de cálculo relegó del ámbito de la física a ciertas ramas de las matemáticas, como la geometría y la topología, consideradas como poco eficaces para describir los fenómenos naturales. Sin embargo, son precisamente estas disciplinas matemáticas las que tienen mayor campo de aplicación en las disciplinas morfológicas.

La forma es fundamentalmente una noción *cualitativa*, no constituye una magnitud a diferencia de la longitud, la velocidad, la masa, la temperatura, etc. La figura de un cuerpo, a diferencia de su materia o su volumen, no es susceptible de incremento o disminución. No existe ley de conservación de la forma equivalente a la que existe para la conserva-

ción de la energía o el movimiento. Por lo tanto la forma, al no ser cuantificable, parece escapar al estudio científico riguroso o, por lo menos, esto es lo que piensan quienes conciben a la ciencia exclusivamente en términos cuantitativos. El gran físico Ernest Rutherford solía decir que lo cualitativo no es más que una versión pobre de lo cuantitativo. Sin embargo, la idea de que la ciencia debe ser cuantitativa es sólo una presunción y no constituye un axioma o concepto probado. Las teorías morfológicas sostienen que es posible describir matemáticamente el mundo de las formas sin sacrificar el rigor científico, pero tal descripción debe contemplar otras herramientas matemáticas, como la geometría y la topología, más adecuadas para describir el cambio cualitativo entre el continuo y lo discontinuo.

LA TEORÍA DE CATÁSTROFES

En las últimas tres décadas, el matemático René Thom ha desarrollado una teoría formal que intenta comprender y describir el mundo de las formas. Según este científico, es claro que el universo no constituye un caos informe puesto que podemos discernir seres, objetos y cosas que designamos con nombres. Estos objetos tienen formas: estructuras dotadas de cierta estabilidad que ocupan cierta posición en el espacio y duran cierto lapso de tiempo. De alguna manera, el espectáculo del universo corresponde a un movimiento incesante de nacimiento, desarrollo y destrucción de formas. Para Thom es esencial poder predecir y explicar la evolución de las formas. Por lo tanto, su teoría intenta proporcionar modelos matemáticos capaces de dar cuenta de la existencia y estabilidad de las formas, de su creación y desaparición, lo que equivale a una teoría general de la morfogénesis.

Nacido en Francia en 1926 René Thom obtuvo, en 1946, el diploma de agregado en matemáticas por la prestigiada Escuela Normal Superior de ese país. Pocos años después, resolvió un célebre problema de la topología que consiste en poder establecer cuándo dos variedades (espacios topológicos) diferentes constituyen el borde de una nueva variedad. La solución del problema del "cobordismo" fue considerada un resultado matemático de suma importancia por lo cual recibió en 1958 la Medalla Fields, equivalente al premio Nobel para las matemáticas. En 1961, en el transcurso de una recepción en el museo de historia natural de la ciudad de Bonn en Alemania, Thom observó un modelo que representaba la gastrulación del embrión de rana. La gastrulación es el proceso que hace pasar al embrión del estado de blástula, caracterizado por la presencia de una sola capa o lámina de tejido, al estado de gástrula que se caracteriza por la presencia de tres capas o laminas que constituyen

tejidos distintos: ectodermo, mesodermo y endodermo. Thom observó que dicho fenómeno morfogénético corresponde desde el punto de vista topológico a la imagen de un pliegue (frunción, frunce o plegamiento) asociado con una singularidad matemática.

La lectura posterior de diversos trabajos embriológicos, en particular las obras de C. H. Waddington (1905-1975), permitió a Thom profundizar su intuición primaria y emprender un vasto programa de creación de modelos topológicos y dinámicos de la morfogénesis que culminó con la publicación, en 1972, del libro *Stabilité structurelle et morphogenese* (Estabilidad estructural y morfogénesis). En esta obra Thom expone sistemáticamente su teoría y muestra sus posibles aplicaciones a la física (óptica geométrica), lingüística (análisis de estructuras sintácticas) y embriología.

Desde un punto de vista matemático, Thom considera como puntos catastróficos a aquellos donde ocurre la transición entre lo continuo y lo discontinuo. Por esta razón, el matemático inglés Christopher Zeeman denominó "teoría de catástrofes" a la teoría propuesta por Thom. Sin embargo, el impacto de la palabra "catástrofe" ha provocado muchos malentendidos entre el público en general con respecto al verdadero significado de dicha teoría. En lenguaje común la catástrofe significa un evento imprevisto y trágico, un dramático trastorno del orden natural. Pero en la teoría de Thom, las catástrofes tienen un significado matemático definido: existe una catástrofe cuando una variación continua de causas ocasiona una variación discontinua de efectos. La catástrofe matemática pone en duda el adagio medieval *causa aequat effectum* (la causa equivale al efecto; el efecto no es superior a la causa). El concepto de catástrofe matemática está ligado a la idea de la discontinuidad, es decir, constituye una discontinuidad fenomenológica. Cuando una función matemática presenta una discontinuidad en un punto —un cambio brusco de valor en tal punto—, se dice que ese punto es catastrófico (Fig. VI.1).

La teoría de catástrofes es eminentemente matemática y no se basa en ningún principio físico; esta teoría, de índole muy general, persigue el análisis topológico de la noción de forma —según Thom, aquello que se despliega o recorta sobre un trasfondo, sobre un espacio, que le sirve de soporte y cuya apariencia fenomenológica varía en función del punto considerado—. Cuando el trasfondo es uniforme y homogéneo, o cuando las propiedades de dicho trasfondo se modifican de manera continua, no puede existir morfología. Para que aparezca una forma se requiere que exista una discontinuidad en las propiedades cualitativas del trasfondo. Toda forma se manifiesta por una discontinuidad del medio. Así, en el caso de una figura dibujada con lápiz sobre una hoja blanca, el soporte de la morfología —la hoja— es sitio de cierto número de discon-

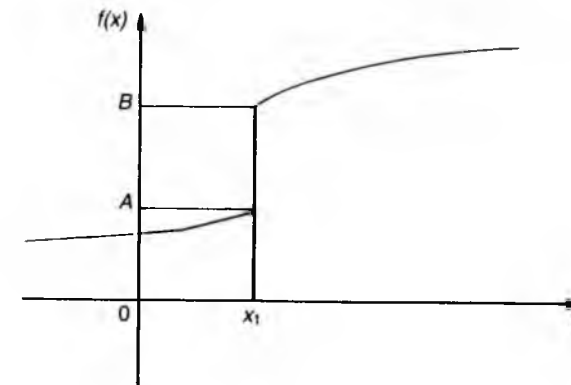


FIGURA VI.1 Este diagrama muestra la función $f(x)$ que en el punto x_1 salta bruscamente de A a B; por lo tanto, x_1 constituye un punto catastrófico.

tinuidades cualitativas. La hoja es blanca y se vuelve negra a lo largo del trazo con lápiz y luego vuelve a ser blanca donde se abandona el trazo. Por lo tanto, las propiedades de la hoja (su color en este caso), se modifican bruscamente en ciertos lugares, o sea, ocurre la morfogénesis. De manera similar, en el ámbito auditivo un timbrazo constituye una forma (un sonido) que llena un intervalo entre dos zonas de silencio (el trasfondo). Al generalizar este tipo de análisis se puede establecer que el sustrato de la morfología está dado por una región del espacio-tiempo. Es sobre este espacio que se recortan o despliegan la mayoría de las formas que son parte de nuestra experiencia cotidiana. Sin embargo, en el caso de la acústica, el espacio-sustrato está dado por el espacio funcional de dimensión infinita que describen las vibraciones del aire.

En el espacio que es sustrato de la morfología se distinguen dos tipos de puntos: los regulares, que corresponden a zonas de continuidad del proceso morfogénético, y los catastróficos, en los cuales cambia bruscamente la apariencia fenomenológica del sustrato. En los puntos catastróficos las propiedades cualitativas del soporte (trasfondo) presentan una discontinuidad. Por ejemplo, el borde de una nube representa una región catastrófica de la atmósfera a condición de que la nube no se diluya en la niebla, ya que en este último caso no existe catástrofe alguna sino una transición gradual de una zona a otra. Thom hace notar que la distinción entre puntos regulares y puntos catastróficos tiene un significado matemático preciso, pero pierde dicha exactitud cuando se transfiere al terreno empírico, puesto que tal distinción se vuelve dependiente de la fineza de nuestros métodos de observación. Un punto que parece regular en escala macroscópica puede revelarse como catastrófico en la escala microscópica y viceversa. Por lo tanto, la distinción entre regular y catastrófico constituye una idealización cuyos límites empíricos son

evidentes. Sin embargo, el interés de tal distinción reside en su generalidad, ya que la oposición continuo-discontinuo se ubica en la base de nuestra percepción de las cosas.

La distinción entre continuo y discontinuo es una de las bases de la escuela de psicología de la *Gestalt* que distingue el fondo (continuidad) de la forma (discontinuidad). La misma distinción se encuentra en la lingüística cuando se establece la oposición entre la forma y el contenido de la expresión verbal. En física, el estudio de las ondas de choque y los cambios de fase presupone la pareja *punto regular/punto catastrófico*. Así, la teoría de catástrofes aspira a ser un marco conceptual que permita el estudio de todo tipo de morfologías, ya sea que éstas pertenezcan al ámbito de la experiencia cotidiana o al mundo de la abstracción como en el caso de las formas sintácticas, las categorías lingüísticas y el pensamiento en general.

LA TEORÍA DEL CAOS

Existen otras teorías morfológicas de gran interés actual como la “teoría de estructuras disipativas”, propuesta por el fisicoquímico Ilya Prigogine, y la “teoría de fractales”, propuesta por el matemático Benoit Mandelbrot. La discusión de estas dos teorías escapa al propósito de este libro, por lo cual en la bibliografía se indican algunas obras relevantes acerca de estas teorías. Sin embargo, a continuación se presenta una breve introducción a la teoría del caos, quizá la más reciente de las teorías morfológicas de índole general y la cual se encuentra en pleno desarrollo.

La teoría del caos se interesa por el mundo de las formas irregulares (caóticas); sus orígenes se remontan a la década de los sesenta, pero fue el matemático norteamericano James Yorke quien, en 1975, estableció, por primera vez, un significado matemático preciso para el término “caos”. Sin embargo, desde los tiempos de Ludwig Boltzmann (1844-1906), los físicos se han referido con frecuencia al “caos molecular”. La teoría del caos se plantea como una teoría matemática de los sistemas dinámicos. En 1961, el matemático Stephen Smale elaboró ejemplos de sistemas dinámicos que presentan una divergencia exponencial de sus trayectorias, pero en aquel entonces la mayoría de los físicos aplicados consideraba a tales modelos como carentes de valor práctico. Fue hasta 1971 cuando el fisicomatemático David Ruelle elaboró un sólido modelo matemático para explicar la instalación de turbulencias en procesos hidrodinámicos; a partir de entonces, la teoría del caos comenzó a ser tomada en cuenta y extendida a una gran variedad de disciplinas como la física, economía, biología y dinámica de poblaciones, lo cual ofreció la oportunidad de

estudiar un gran número de fenómenos ignorados hasta entonces por la física clásica, cuya apariencia es desordenada o caótica.

Las formas irregulares y los procesos caóticos abundan en la naturaleza. Por ejemplo, el humo de un cigarro se eleva como un esbelto listón antes de disiparse en el aire circundante formando una multitud de volutas y torbellinos. La propia atmósfera terrestre está animada por movimientos convectivos relativamente violentos. Las corrientes de agua no fluyen con velocidad uniforme ya que el flujo es obstaculizado por diversas estructuras que propician la aparición de remolinos. Cuando las hojas de un árbol caen, no lo hacen en línea recta sino describiendo complejas trayectorias hasta llegar al suelo. Los barcos que navegan el océano dejan tras de sí una estela turbulenta. Todos éstos ejemplos de procesos caóticos.

La turbulencia es una de las manifestaciones más comunes del caos y constituye uno de los más arduos problemas de la física. Dicen que el gran físico Werner Heisenberg al encontrarse en su lecho de muerte mencionó que le haría dos preguntas a Dios: ¿por qué existe la relatividad? y ¿por qué existe la turbulencia? Luego añadió que esperaba que Dios le respondiera cuando menos la primera pregunta.

En 1944, el físico ruso Lev Landau elaboró la primera teoría sobre la turbulencia, considerada durante varias décadas fue como la teoría básica por los especialistas en mecánica de fluidos. Sin embargo, en 1971 David Ruelle y Floris Takens propusieron un análisis alternativo de la turbulencia basado sobre la hipotética noción de la existencia de “atractores extraños”. Dichos atractores extraños corresponden a morfologías abstractas que describen el comportamiento de ciertos procesos o sistemas. Tales atractores extraños se caracterizan por presentar:

- a) Una gran inestabilidad en todos sus movimientos.
- b) Una clara tendencia a seguir comportamientos azarosos y erráticos.
- c) Manifiestan una gran sensibilidad a las condiciones iniciales, que pueden modificar en forma dramática la evolución de tales sistemas.

En la actualidad, se sabe que la mayoría de los sistemas dinámicos presentan un atractor extraño en alguna región de los valores correspondientes a los parámetros utilizados para describir a dicho sistema dinámico. En el ámbito de un sistema dinámico continuo, el aspecto geométrico de un típico atractor extraño corresponde aproximadamente a la forma mostrada en la figura VI.2. En términos gruesos, el aspecto de un típico atractor extraño es similar a una madeja hecha con varios hilos o a un tazón lleno de espagueti en el cual cada fibra, hilo u órbita puede estar tan próxima como queramos de las otras y, sin embargo, se encuentran

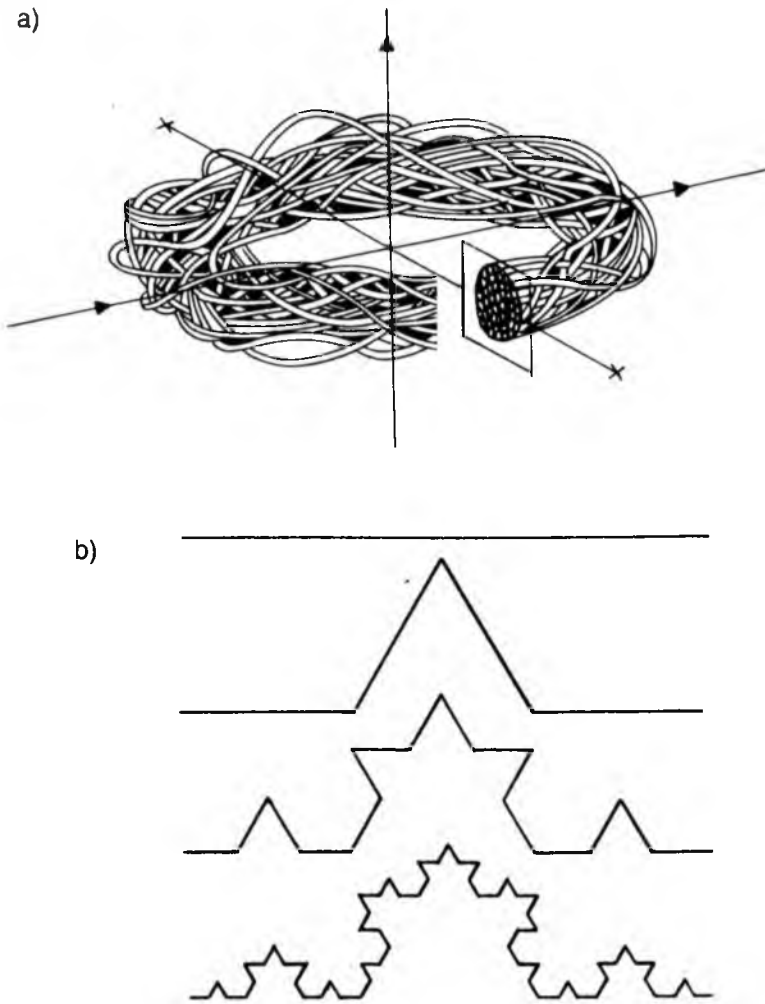


FIGURA VI.2 a) Esquema simplificado que muestra la estructura de un atractor extraño. b) Esquema de una estructura fractal: la curva de Von Koch. Dicha curva no permite tangentes en ninguna parte, la recta que une cualquier punto de la curva con otro punto cada vez más próximo, oscila en forma indefinida en un ángulo diedro de 30° sin mostrar tendencia hacia ninguna dirección en especial. Esta curva está incluida en un área finita; sin embargo, su longitud es infinita. Su dimensión topológica es igual a 1, lo que significa que es una línea continua; sin embargo, su dimensión fractal es igual a 1.2618. Uniendo tres de estas curvas como si fueran los lados de un triángulo equilátero se obtiene una figura similar a un copo de nieve. Este polígono de lados infinitos (terágono) delimita una superficie denominada isla de Von Koch.

teóricamente separadas entre sí. Al observar la figura VI.2, resulta obvio que en la medida en que se despliega el comportamiento dinámico de dicha región correspondiente al atractor extraño, el más mínimo tirón o sobresalto puede hacer que un punto correspondiente a una fibra o hilo del sistema (onda cuasiperiódica en términos técnicos), se desplace hacia otra fibra, ocasionando que el sistema entero modifique de forma radical el curso de su comportamiento dinámico. La presencia de esta sensibilidad extrema a las perturbaciones es una característica fundamental de los sistemas dinámicos caóticos. La estructura típica de un atractor extraño corresponde a una figura de la topología que se denomina "torus". La dinámica del atractor extraño somete al torus a una serie de plegamientos y estiramientos continuos y, como consecuencia de estos eventos, puntos originalmente cercanos pueden alejarse y otros que estaban lejanos pueden acercarse entre sí. Así, el estiramiento provoca el alejamiento de puntos cercanos y el plegamiento provoca el acercamiento entre puntos lejanos debido a que el torus, al igual que el círculo, constituye una región bien delimitada. Sin embargo, en este tipo de sistemas caóticos no es posible predecir cuáles puntos se acercarán entre sí y cuáles resultarán alejados.

La topología, desde el punto de vista formal, es el estudio de aquellas propiedades que retiene un objeto, o cuerpo geométrico, después de ser sometido a deformaciones (plegamiento, estiramiento y aplastamiento, pero no rupturas y desgarros). Por lo tanto, desde el punto de vista topológico un triángulo es equivalente a un círculo, pero también es diferente de un segmento de línea recta.

Cuando dos objetos geométricos (o conjuntos de puntos) son sometidos a una transformación recíproca o mapeo geométrico y cada punto P presente en uno de los conjuntos es equivalente a uno y sólo un punto P' presente en el otro conjunto, y la transformación es continua, en el sentido de que los puntos vecinos a P se vuelven puntos vecinos a P' ; entonces dicha transformación es un "homeomorfismo" y los dos conjuntos de puntos son topológicamente equivalentes. Así, la topología es el estudio de las propiedades de los cuerpos geométricos que permanecen invariantes bajo condiciones de homeomorfismo.

El torus es un espacio topológico que se obtiene al identificar en un mapeo geométrico los dos extremos de una superficie cilíndrica. El torus es similar a una dona o una cámara de llanta. La idea básica de la teoría de los atractores extraños consiste en estudiar en un proceso turbulento las deformaciones de las olas cuasiperiódicas que se presentan en un torus de dimensión superior a dos bajo el efecto de perturbaciones leves, y luego demostrar que el comportamiento de esas olas inestables puede ser aproximado matemáticamente por el comportamiento de

otras olas estructuralmente estables. Esto quiere decir que los conjuntos complejos de puntos localizados en la vecindad de las olas cuasiperiódicas que se manifiestan sobre el torus, se comportan como atractores de regímenes turbulentos.

La teoría de Ruelle y Takens enfatiza la generalidad y estabilidad de tales conjuntos complejos que son frecuentes a nivel del torus formado por un proceso turbulento y que pueden ser fácilmente descubiertos a partir del estudio de las olas cuasiperiódicas. Las curvas integrales que describen a tales conjuntos complejos manifiestan un comportamiento errático que permite utilizarlas para formalizar desde el punto de vista matemático el comportamiento de procesos caóticos. Dichos conjuntos complejos de puntos corresponden a los "atractores extraños", los cuales no constituyen entidades u objetos euclidianos (como lo son las líneas, superficies y volúmenes), sino que constituyen objetos "fractales" caracterizados por presentar cuando menos una dimensión no entera o fraccionaria (Fig. VI.2).

La teoría de los atractores extraños es el primer paso hacia una formalización correcta de la turbulencia. Sin embargo, queda por establecer el origen de tales atractores extraños, lo que equivale a poder precisar las rutas del caos, o sea, establecer cómo es que un proceso regular o laminar se vuelve irregular o turbulento. Por otra parte, la turbulencia no es más que una de las múltiples manifestaciones del comportamiento caótico.

Existen otros regímenes irregulares como aquellos regidos por las llamadas dinámicas hamiltonianas con trayectorias complejas (sistemas de Anosov). Estos procesos son de tipo conservativo y no pueden ser analizados por medio de atractores extraños. Sin embargo, las consecuencias epistemológicas derivadas del estudio de tales sistemas son similares a las derivadas de la teoría de atractores extraños y comunes a las otras teorías morfológicas en general, puesto que dichas teorías no son incompatibles entre sí, a pesar de ser diferentes, y lejos de reclamar una verdad exclusiva son aproximaciones complementarias al estudio de las formas. Por ejemplo, la teoría de las estructuras disipativas formaliza los procesos de organización originados en medios discretos, en particular en aquellos medios constituidos por un gran número de entidades elementales idénticas. La teoría de catástrofes se interesa por las formas que ocurren sobre un trasfondo o soporte continuo. La teoría de los atractores extraños se ocupa de las estructuras con apariencia irregular o caótica, mientras que la teoría de fractales, ocupada también de las formas irregulares pero se distingue de las otras teorías por la ausencia de consideraciones dinámicas ya que no se interesa por la génesis de las formas, sino que aspira a elaborar un nuevo marco de lectura o interpretación de las formas existentes.

A pesar de las diferencias entre las diversas teorías morfológicas contemporáneas, todas comparten un aspecto muy importante: la concepción fenomenológica de la ciencia. Dicha concepción enfatiza los aspectos cualitativos de los procesos y sistemas complejos y se contrapone al enfoque reduccionista y cuantitativo que domina en la ciencia contemporánea.

Hermenéutica de los fenómenos naturales

La palabra hermenéutica proviene del nombre del dios Hermes que era el mensajero divino según la mitología griega. Así, la hermenéutica consiste en el arte de interpretar los textos o los signos. Las teorías morfológicas tienen afinidad con la hermenéutica, en la medida en que se despliegan sobre un paisaje fenomenológico que de alguna manera constituye un texto que ha de ser interpretado. Cuando un científico estudia al mundo exterior sin partir de ideas preconcebidas, se encuentra ante objetos que reaccionan de tal o cual manera ante tal o cual acción o estímulo. Así, tales objetos son similares a "cajas negras" de las cuales se ignora el contenido. Desde el punto de vista físico, una caja negra es un sistema que se comunica con el mundo exterior por medio de entradas (*inputs*) y salidas (*outputs*); si uno fija la entrada el sistema emite salidas. En los casos más simples dicho sistema responde sin ambigüedad: a una entrada definida corresponde una sola salida, pero dicha respuesta puede no ser inmediata ya que puede existir un retardo entre la acción y la reacción. Dicho tipo de sistema puede oscilar por un tiempo alrededor de un valor promedio antes de estabilizarse. En la práctica, los científicos no toman en cuenta el tiempo de reacción, o sea, la llamada inercia de las cajas negras. Los investigadores se interesan sobre todo por los estados límites, generalmente estables, que adoptan dicho tipo de sistemas después de cierto periodo.

A continuación se describe en términos elementales la manera como René Thom formaliza el concepto de "caja negra". En principio, las entradas de la caja negra toman sus valores en un espacio de dimensión d que es isomorfo a R^d (por lo tanto, una entrada es definida como un conjunto de parámetros d) y las salidas toman sus valores en un espacio de dimensión n isomorfo a R^n (una salida es definida por n parámetros). Estudiar el comportamiento de un sistema "caja negra", consiste en asociar a todo punto m del espacio de las entradas, un punto x del espacio de las salidas. Las parejas de puntos (m, x) forman una nube de puntos en el espacio que es producto de $R^d \times R^n$. Si el sistema no se comporta de manera exclusivamente aleatoria, dicha nube de puntos tiende hacia una forma determinada que por lo general es independiente de la

estrategia seguida para seleccionar las entradas al sistema. Dicha forma límite constituye la característica C del sistema. Los números m y x no tienen el mismo papel en este modelo: es posible otorgar un valor cualquiera a m (dentro de ciertos límites obvios), pero esto no ocurre con x . Una vez que se ha definido el valor de m , el valor de x queda determinado y no es posible modificarlo, o sea, el valor de x es una función de m . Thom correlaciona este hecho con la antinomia considerada por los filósofos estoicos: “por una parte, aquello que depende de nosotros y por otra parte, aquello que no depende de nosotros” (Thom, 1990, p. 398). Esta distinción, de gran importancia en el plano ético, también lo es para la ciencia: aquello que depende de nosotros corresponde al argumento de la función y , por el contrario, aquello que no depende de nosotros corresponde al rígido determinismo en el cual la variable elegida determina el valor de la función (Fig. VI.3).

Cuando la entrada m es modificada en forma continua (el parámetro controlado), se observa una variación continua de la salida x . Si m no cambia en forma significativa, es también muy probable que x no sea modificada o sea: m es un punto regular en el espacio R' . Sin embargo, puede ocurrir una situación en la cual una pequeña variación de m (*input*) se corresponde con una brusca variación de x (*output*). Dicha variación brusca constituye la creación de una forma que corresponde a un tipo de catástrofe.

La teoría general de sistemas, desarrollada en las décadas de los cuarenta y cincuenta por algunos investigadores, entre los cuales destaca Ludwig von Bertalanffy, fue la primera teoría que se propuso analizar el mecanismo interno, y por definición oculto, de un sistema tipo “caja negra”, a partir de la observación de las parejas de entradas y salidas (*inputs-outputs*). Las teorías morfológicas actuales se interesan por el mismo tipo de problema. Por ejemplo, la teoría de catástrofes puede ser considerada como un método para interpretar las nubes de puntos que corresponden a los datos experimentales, por medio de construcciones matemáticas que son a la vez simples y robustas, es decir, la teoría de catástrofes es una teoría hermenéutica que a partir de cualquier tipo de datos experimentales intenta construir el objeto matemático más simple capaz de dar origen a tales datos experimentales. Así, el aspecto hermenéutico de las teorías morfológicas corresponde a un despliegue de estas teorías sobre un ámbito fenomenológico, ya que interpretan los datos (nubes de puntos) en forma fenomenológica, o sea, consideran a tales datos tal y como aparecen y, por lo tanto, intentan describir el funcionamiento de las “cajas negras” sin tener que abrirlas, con lo cual se mantienen en un plano de observación exterior.

La posición epistemológica de las teorías morfológicas va en contra del

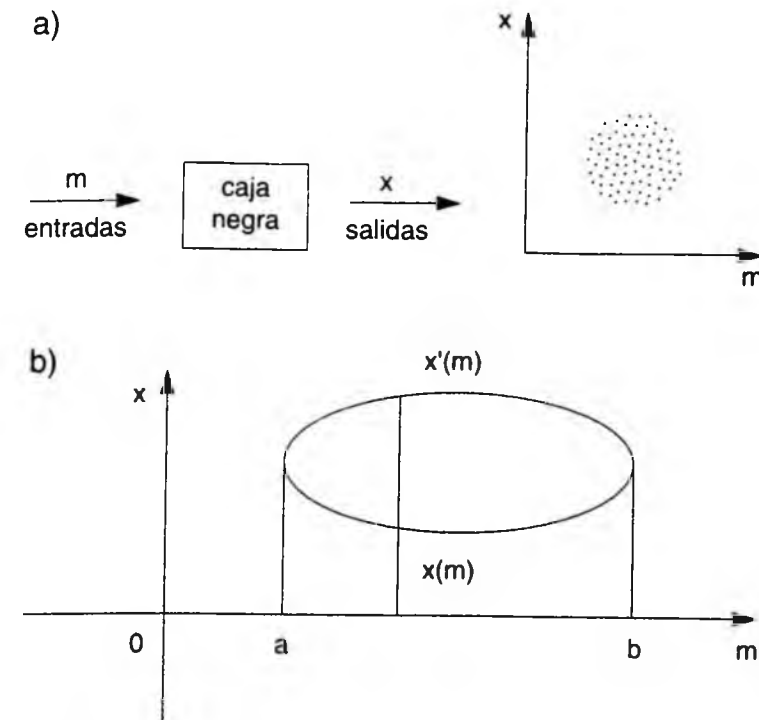


FIGURA VI.3 a) Esquema general de una caja negra. Las parejas de puntos (m, x) forman una nube de puntos en el espacio que es producto de $R' \times R''$. Si el sistema no se comporta de manera exclusivamente aleatoria, dicha nube de puntos tiende hacia una forma determinada que por lo general es independiente de la estrategia seguida para seleccionar las entradas al sistema. Dicha forma límite constituye la característica C del sistema. b) Esquema que muestra el caso particular de una caja negra en la cual las parejas de puntos m, x (entradas, salidas) forman una elipse.

método experimental clásico que ante un sistema tipo “caja negra” opta por romper la caja para ver que hay en su interior. Esto equivale a destruir en forma irreversible el sistema que ha de ser estudiado. Las teorías morfológicas, en tanto disciplinas fenomenológicas, recusan el modo de explicación favorecido por la física clásica: el reduccionismo, que siempre va a la par con un mito epistemológico de gran influencia en la mayoría de las ciencias naturales y que presupone el carácter fundamental de lo infinitamente pequeño en cualquier sistema o proceso.

LOS PROBLEMAS DEL REDUCCIONISMO CIENTÍFICO

El enfoque reduccionista deduce la ocurrencia de los fenómenos a partir de cosas ajenas a los mismos. Se pueden distinguir dos tipos fundamentales de reduccionismo: externo e interno. El reduccionismo externo describe la evolución de un fenómeno por medio de la acción de agentes externos y considera que éstos son los responsables exclusivos del estado actual del fenómeno observado y, por lo tanto, proporcionan la clave para comprender o hacer inteligible dicho fenómeno. Por ejemplo, en el caso de la lingüística, el reduccionismo externo concibe al lenguaje como una morfología emitida por humanos que se encuentran en estado de interacción social. Desde esta posición, la lingüística, que es un estudio de la morfología del lenguaje, se convierte en un apéndice del estudio del propio ser humano ya sea desde el punto de vista anatómico, neurofisiológico, psicológico o social. Desde esta perspectiva los fenómenos lingüísticos son disueltos en una multitud de fenómenos extrínsecos y la lingüística deja de ser una disciplina autónoma para convertirse en un aspecto de la neurofisiología, de la psicología, etcétera.

En el caso de la biología, el pensamiento neodarwinista constituye un claro ejemplo de reduccionismo externo. Según el neodarwinismo, la evolución de las formas de los seres vivos se explica por las restricciones impuestas por el medio ambiente, es decir, por la necesidad del ser vivo de adaptarse a su medio ambiente. Así, el estudio de la forma biológica se convierte en un aspecto de la ecología.

Cuando el fenómeno estudiado parece evolucionar por sí mismo, el reduccionismo procede a explicar dicho fenómeno a partir de factores internos que a primera vista parecen ocultos, ya que pertenecen a un nivel de organización inferior. Así, el reduccionismo interno pretende deducir una morfología compleja a partir de entidades más pequeñas, invariables e indestructibles, cuyas combinaciones restituyen la morfología estudiada. El paradigma del reduccionismo interno consiste en la explicación atomista, según la cual, las posiciones y velocidades de un sistema formado por N átomos, son descritas por un punto móvil sobre un espacio euclidiano R^{6N} con $6N$ dimensiones (x_i); las leyes que rigen las interacciones entre tales partículas permiten establecer un sistema de ecuaciones diferenciales: $dx_i/dt = X_i(x_i)$, cuya integración corresponde a la evolución del sistema estudiado. En biología, el reduccionismo interno reconstruye a los seres vivos a partir de estructuras con organización microscópica: moléculas, células; de manera que la biología termina por ser un aspecto de la fisicoquímica.

Las dos vertientes del reduccionismo son complementarias y pueden

ser combinadas para proporcionar todo tipo de explicaciones, de modo que el reduccionismo puede comenzar a explicar un fenómeno dado a partir de factores externos y luego explicar los propios factores externos a partir de microfactores internos. Sin embargo, el reduccionismo externo debe enfrentar serias objeciones, puesto que la causalidad reduccionista, basada exclusivamente en la noción de causa eficiente, es muy difícil de precisar. Dicha noción es mucho más oscura y compleja de lo que se piensa. Por ejemplo, si un cerillo hace explotar un barril de pólvora cabe preguntar cuál es la causa de tal fenómeno: la flama del cerillo, el aire que permite que arda la flama, la madera del cerillo, la composición química de la pólvora, la cantidad de pólvora en el barril, la persona que encendió el cerillo o la persona que dejó el barril de pólvora en tal sitio. ¿Dónde se sitúa el evento causal propiamente dicho?, ¿dónde comienza el efecto y termina la causa? Lo anterior demuestra que es difícil comprender el mecanismo que participa en la relación causal. Causar algo quiere decir producir un efecto, crear un estado o situación que no existía previamente. Esto plantea la cuestión de cómo es posible que una situación particular pase de ser nada a ser algo. Desde este punto de vista, la causalidad reduccionista basada en la noción de causa eficiente, corresponde a una creación *ex nihilo* (una creación a partir de la nada) incomprensible en términos lógicos.

En el siglo XVIII, el filósofo escocés David Hume fue el primero en establecer racionalmente que cada efecto es un evento distinto de su causa y, por lo tanto, el efecto no puede ser descubierto mediante el análisis de la causa ya que no está presente de antemano en dicha causa. Esto implica que la primera invención o concepción de tal efecto es, en términos racionales, estrictamente arbitraria. La causa no contiene en sí misma ninguna información con respecto al efecto y, por lo tanto, la ciencia basada en la causalidad eficiente se plantea como una empresa imposible, ya que solamente puede establecer conexiones arbitrarias entre diferentes eventos, que no están justificadas por ningún aspecto intrínseco presente en la naturaleza de las causas y los efectos.

El reduccionismo interno también se enfrenta a una dificultad fundamental en cuanto se refiere a la selección de los elementos "atómicos" que sirven para reconstruir la morfología del fenómeno estudiado. En la mayor parte de los fenómenos observados sería obligatorio descender hasta el mundo de las partículas subatómicas para buscar los mecanismos causales de tales fenómenos; sin embargo, por diversas razones esto casi nunca sucede, lo cual plantea la cuestión del nivel de complejidad en el cual debemos detener nuestro descenso en busca de los mecanismos causales de un fenómeno en particular, es decir, cuál es el nivel de organización mínimo que el reduccionismo considera pertinente para

lograr explicar el fenómeno estudiado. Por ejemplo, en el caso de la biología, ¿se debe descender al nivel celular o al nivel molecular para encontrar explicaciones causales de los fenómenos biológicos? Por otra parte, una vez que han sido identificadas las entidades elementales que participan en un fenómeno dado, entonces se debe proceder a la descripción cuantitativa de las relaciones entre tales elementos.

En el caso concreto de la biología molecular, la descripción cuantitativa de la interacción entre dos macromoléculas escapa a todo intento de formalización matemática, por lo tanto, al no poder establecer las ecuaciones correspondientes los reduccionistas moleculares renuncian silenciosamente al paradigma fundamental de su programa de investigación. En el caso de la física clásica, las ecuaciones utilizadas en la teoría cinética de los gases son bien conocidas, pero el número de ecuaciones diferenciales necesarias para describir el comportamiento de un mol de gas es igual a 10^{23} ecuaciones, ya que dicha cifra es igual al número de Avogadro o número de moléculas presentes en un mol de gas. La integración de tal sistema diferencial está por fuera de las capacidades de cálculo computacional o humano. Por lo tanto, en este caso el programa reduccionista se vuelve impracticable por lo que es necesario emplear métodos estadísticos, lo cual provoca que la verdadera morfología del fenómeno se transforme en una entidad vaga y difusa.

LA AUTONOMÍA DE LA FORMA

Las teorías morfológicas, en contraposición al enfoque reduccionista, intentan comprender y describir las morfologías en el mismo nivel de organización y complejidad donde se manifiestan las formas. Por lo tanto, no buscan reducir tales formas ni deducirlas a partir de procesos elementales internos y externos, sino que las formas son consideradas como realidades autónomas, independientes de la naturaleza de las fuerzas que las originan. Por ejemplo, la teoría de catástrofes parte del postulado de que se puede comprender un proceso morfogenético en particular sin tener que recurrir a las propiedades especiales del sustrato que sustenta dicha morfología o a la naturaleza de las fuerzas que actúan sobre la forma estudiada. Desde este punto de vista, la evolución de las formas obedece a reglas precisas, distintas de aquellas que gobiernan el comportamiento de la materia. Indudablemente que la idea de la autonomía de la forma con respecto a la materia (sustrato de la forma) es difícil de admitir para los investigadores experimentales, habituados a trabajar con elementos materiales que oponen resistencia cuando son manipulados. Sin embargo, el siguiente ejemplo sirve para ilustrar la idea de que

la forma es independiente de su sustrato: cuando un óvulo fecundado de rana se desarrolla en condiciones óptimas, es factible predecir con una gran precisión todas las modificaciones y transformaciones (morfologías) que tienen lugar durante el proceso de desarrollo, para lo cual sólo es necesario consultar los tratados de embriología. Por otra parte, en el caso de una falla geológica puesta al descubierto en una fecha x por causa de un deslizamiento de tierra —aunque se conoce con detalle la naturaleza geológica de la falla y los aspectos climáticos propios de la región en cuestión (temperatura, lluvia, viento, etc.)—, es muy difícil predecir, incluso con exactitud relativa, la forma ulterior que tomará dicha falla geológica. En el primer caso, nuestro conocimiento del sustrato —mecanismos bioquímicos y moleculares responsables de la morfogénesis biológica—, son todavía rudimentarios. En el segundo caso, nuestro conocimiento de las propiedades físicas de la falla es bastante preciso, pero nuestra capacidad para predecir su evolución morfológica es muy limitada. Con base en lo anterior, René Thom concluye que en el ámbito de la morfogénesis existe una relación vaga y distante entre nuestra capacidad de predicción y nuestro conocimiento del sustrato de la morfogénesis.

La tesis de la autonomía de la forma con respecto al sustrato no implica que pueda existir una forma física sin sustrato material. Sin embargo, dicho principio de autonomía ya había sido postulado por el biólogo, matemático y erudito escocés D'Arcy Wentworth Thompson (1860-1948), a principios del siglo xx, en su obra *On Growth and Form* (Sobre el crecimiento y la forma), libro fundamental para todos los estudiosos de las formas, en el cual elaboró el análisis de una gran variedad de formas naturales animadas e inanimadas, que intentó explicar a partir del "principio de extremalidad u optimización". Dicho principio permite dar cuenta de la estructura y crecimiento de una gran variedad de animales, vegetales y fenómenos físicos que manifiestan organización estructural. Por ejemplo, las pompas de jabón se presentan con formas más o menos específicas. Thompson deriva la forma básica de la pompa de jabón no a partir de un análisis de las interacciones de las moléculas presentes en el líquido, cosa por demás compleja, sino a partir de la idea de que existe una construcción global extrema, de manera que la esfera (pompa de jabón) es una respuesta a un simple problema de geometría: dado un volumen determinado, establecer cuál es la superficie mínima capaz de contener tal volumen. Al minimizar el área, la esfera minimiza también de un solo golpe las fuerzas de tensión superficial del líquido y, por consecuencia, la energía potencial. Adoptando esa forma, la película de jabón logra un estado de equilibrio, el cual tiene la ventaja de ser estable, ya que si la esfera es deformada por la acción de una ligera presión apli-

cada localmente, la misma esfera reaparece al suprimirse la presión. Según D'Arcy Thompson, una película líquida en equilibrio adquiere la forma que le otorga un área mínima, tomando en cuenta las condiciones a las cuales está sometido el líquido, es decir, considerando la forma de la frontera que encierra o delimita a la película líquida y la presión que se ejerce sobre ella.

Thompson fue el primero que intentó desarrollar un sistema matemático adecuado para estudiar las transformaciones de las formas biológicas, para esto, introdujo un sistema de coordenadas para describir las formas biológicas. Utilizando este sistema de coordenadas, mostró cómo diferentes especies pueden ser generadas a partir de una especie "arquetípica", dicha aparición de nuevas morfologías corresponde a ciertas modificaciones simples en el sistema de coordenadas. El sistema de Thompson consistió en sobreponer un campo de coordenadas sobre un órgano, o el cuerpo entero de un organismo perteneciente a cierta especie, para luego proceder a deformar sin interrupción dicho campo de coordenadas estirándolo y encogiéndolo de diferentes maneras. Por medio de este procedimiento Thompson fue capaz de transformar el organismo original en una forma correspondiente a la de otro organismo perteneciente a una especie cercana. La figura VI.4 permite apreciar cómo, bajo el sistema diseñado por Thompson, el pez puercoespín (*Diodon*) se transforma en el pez sol (*Orthogoriscus mola*).

D'Arcy Thompson nos ofrece otro ejemplo de su razonamiento en el comentario a las observaciones que hizo el gran naturalista francés George-Louis Leclerc, conde de Buffon, sobre la estructura hexagonal de las celdas del panal de abejas. En el siglo XVIII, Buffon se percató de que la asombrosa regularidad formal y estructural de los panales es consecuencia de la manifestación de principios globales simples y lo demostró por medio del siguiente experimento: llenó un recipiente con granos cilíndricos (arroz) y luego añadió tanta agua como fuera posible contener a dicho recipiente que fue cerrado herméticamente. Luego procedió a hervir hasta que el agua en ebullición hinchó los granos de arroz. El resultado de esta experiencia mostró que cada grano cilíndrico se transforma en una estructura hexagonal. La razón de esto es que cada grano hinchado tiende a ocupar la mayor área posible en un espacio determinado, lo que ocasiona que todos los granos originalmente cilíndricos se vuelvan hexagonales debido al hinchamiento y compresión recíproca. De la misma manera, cada abeja busca ocupar la mayor área posible en un espacio determinado. El cuerpo de la abeja es un cilindro, por lo cual es necesario que las celdas del panal sean hexagonales para permitir acumular el mayor número de cuerpos cilíndricos bajo condiciones de obstaculización recíproca. La estructura hexagonal de las cel-

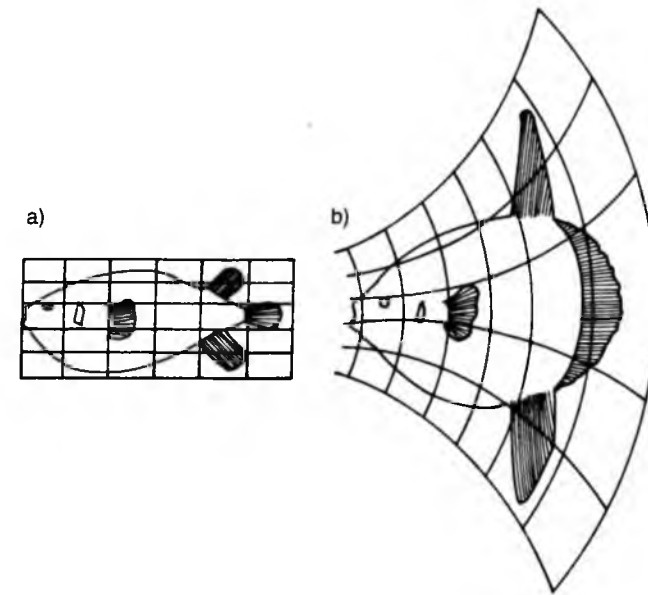


FIGURA VI.4 Esquema de D'Arcy Thompson que muestra la transformación morfológica del pez *Diodon* (a), en el pez *Orthogoriscus mola* (b).

das del panal es una solución geométrica a un problema de optimización: cómo ocupar el mayor espacio posible en el interior de un perímetro determinado. Las teorías morfológicas contemporáneas otorgan a las intuiciones de D'Arcy Thompson el fundamento fisicomatemático que les hacía falta, de modo que las estructuras empíricas son el reflejo de estructuras matemáticas abstractas.

ESTRUCTURALISMO GEOMÉTRICO

En la teoría de catástrofes las morfologías empíricas se explican a partir de cierto número de estructuras geométricas características y no a partir de la interacción de fuerzas. La teoría de catástrofes proyecta un espacio ideal por encima del espacio real donde se encuentra ubicado el sustrato de la morfología estudiada. Dicho espacio ideal sirve para establecer los parámetros de estado, o sea, las propiedades cualitativas del sustrato en cada uno de los puntos del espacio ideal. Por ejemplo, el sustrato puede ser la tela de un pintor que utiliza dos colores con el fin de trazar una forma roja sobre un fondo azul. Desde un punto de vista formal,

se puede decir que el pintor asigna valor rojo a ciertos puntos de la tela y valor azul a otros puntos de la misma tela. En este caso, el azul y el rojo son dos parámetros, dos variables de estado, y el espacio, que representa las propiedades cualitativas del sustrato (la tela), es un conjunto que involucra dos elementos: el azul y el rojo; de manera que cualquier punto de la tela puede encontrarse en estado azul o en estado rojo.

En forma general, la teoría de catástrofes asigna a todo punto u , perteneciente al sustrato de una morfología, una entidad matemática denominada "sistema dinámico dependiente de u ". Un sistema dinámico requiere dos elementos: un espacio M (una variedad), que constituye el soporte de la dinámica, y un campo de vectores X definido sobre tal espacio. Según la teoría de catástrofes, la dinámica que está en el origen de una morfología no tiene lugar en el espacio del sustrato, sino que ocurre en un espacio abstracto que permite establecer parámetros, en cada uno de sus puntos, para las propiedades del sustrato.

El campo vectorial asocia a un punto u del sustrato, desplazado en el espacio interno M (que es el soporte de la dinámica), el punto u que representa el estado del sustrato en u . El espacio interno M también es conocido como espacio de comportamiento o espacio de estados, y el espacio que soporta a la morfología (que también soporta al sustrato), se llama espacio de control. En el ejemplo anterior, el pintor constituye el sistema dinámico que en cada punto de la tela (sustrato) opta por uno u otro color (estado). Este proceso de toma de decisiones es comparable a la acción de un sistema dinámico sobre un espacio a dos elementos (espacio de colores azul y rojo).

Por lo general, un sistema dinámico (M, X) , manifiesta "atractores" que corresponden a un subconjunto de la variedad M —soporte de la dinámica—, dicho subconjunto puede reducirse a un punto, pero también puede ser más complejo (una curva, una superficie, etc.). Hacia dicho "atractor" convergen las trayectorias que surgen de todos los puntos vecinos. El esquema geológico de la figura IV.2 también representa la noción de atractor.

En este ejemplo geológico, la variedad que es soporte de la dinámica corresponde al relieve; las trayectorias de la dinámica corresponden a las pendientes (las líneas por donde corre el agua), y los atractores corresponden al lago y finalmente al mar, que son las regiones donde confluyen todos los arroyos surgidos en una cuenca determinada.

Los atractores de las dinámicas locales sobre el espacio M tienen un papel determinante en la morfogénesis. De lo anterior se deriva la hipótesis de que en cada punto u del sustrato, la dinámica asociada $X(u)$ alcanza las inmediaciones del atractor $c(u)$. De manera que el resto de la dinámica se vuelve casi ficticia, debido a que los aspectos observables

del sistema son determinados por el solo dato del atractor $c(u)$. En el ejemplo del pintor, el atractor $c(u)$ corresponde a la pintura (azul o roja) retenida en el punto u ; por lo tanto, se puede decir que el pintor es atraído en ese punto u por uno u otro color.

La introducción de una dinámica vectorial sobre el sustrato de la morfología permite dar un sentido matemático preciso a la noción de catástrofe. El punto u del sustrato es catastrófico cuando el atractor de la dinámica $c(u)$ deja de ser estructuralmente estable. En otros términos, el campo vectorial local $X(u)$ admite en u una discontinuidad que a su vez se traduce en una discontinuidad a nivel de los aspectos observables del sistema. Por el contrario, un punto u del sustrato será regular cuando el campo $X(u)$, o el atractor $c(u)$, se transforma de manera continua en las inmediaciones de u .

MORFOLOGÍA Y ONTOLOGÍA

Las teorías morfológicas no pretenden establecer la esencia de las cosas. Por lo tanto, la mayor parte de estas teorías no busca elaborar conclusiones metafísicas referentes a la naturaleza última de la realidad, ya que sólo ciertos aspectos parciales de dicha realidad participan en la descripción macroscópica de un sistema. Las más de dichas teorías morfológicas no pretenden describir la naturaleza o esencia de los sustratos de las formas; por lo tanto, la validez de tales teorías morfológicas no depende de que la naturaleza del sustrato de las formas sea física, química o biológica, o de que dicha naturaleza sea material o energética. Esto significa que la validez de las teorías morfológicas no depende de que la física logre establecer cuáles son los elementos últimos de la materia o leyes que describan el comportamiento de tales elementos. Por lo tanto, el avance de las teorías morfológicas es independiente del progreso de las ciencias experimentales pero no se opone al desarrollo de tales disciplinas. Sin embargo, en el caso particular de la semiofísica, teoría desarrollada por René Thom y síntesis de los principios filosóficos de la física aristotélica y de los principios de la teoría de catástrofes, existe el propósito manifiesto de contribuir a comprender los procesos morfogenéticos en términos ontológicos, con el fin de hacerlos más inteligibles, puesto que desde el punto de vista filosófico, el conocimiento pleno de cualquier cosa consiste en establecer su esencia.

VII. EL RETORNO DE ARISTÓTELES

HOLISMO Y MORFOLOGÍA

LA NOCIÓN DE *HOLISMO* proviene del termino griego *holon* que quiere decir "todo". Las teorías morfológicas entienden a las formas como entidades autónomas y globales, como entidades irreducibles a la simple suma de sus partes. La teoría de las estructuras disipativas propuesta por Prigogine es particularmente ilustrativa a este respecto.

Según Prigogine, uno de los aspectos más interesantes de las llamadas estructuras disipativas es el de la coherencia que manifiestan dichos sistemas en su conjunto. Las estructuras disipativas parecen comportarse como un todo, como si fueran el sitio de acción de fuerzas con gran alcance y duración de acción. En sistemas moleculares, como la llamada reacción de Belusov-Zhabotinsky o las células de convección de Benard (Fig. VII.1), las interacciones moleculares tienen un alcance no mayor de 10^{-8} cm y, sin embargo, tales sistemas se estructuran como si cada molécula estuviera "informada" del estado conjunto del sistema. Las estructuras disipativas constituyen totalidades que manifiestan un comportamiento conjunto que no se puede deducir a partir del estudio de las partes. Las características fenomenológicas de las estructuras disipativas son el resultado de limitaciones globales impuestas por el medio (v. gr. un gradiente de temperatura) y, por lo tanto, no son consecuencia del estado local de las moléculas que componen el sistema.

La orientación holista de la teoría de estructuras disipativas se basa en la termodinámica que es una disciplina eminentemente fenomenológica. Según Richard Feynman, premio Nobel de física, se puede establecer un número importante de relaciones entre las propiedades de las sustancias sin tener que considerar la estructura detallada de los materiales que las constituyen. El propósito de la termodinámica consiste en determinar relaciones entre diversas propiedades de los materiales sin necesidad de conocer la estructura interna de tales materiales. La historia demuestra que la termodinámica apareció antes de que la física pudiera lograr verdaderos progresos en la comprensión de la estructura interna de la materia.

Existe una profunda paradoja en la teoría de estructuras disipativas, ya que los fenómenos de autoorganización — fenómenos de surgimiento de un orden molecular descritos por dicha teoría—, parecen ser con-

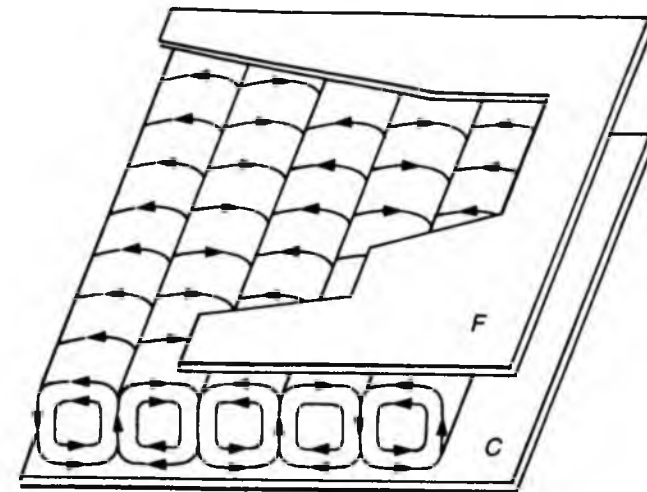


FIGURA VII.1 Estructura disipativa formada por las células de convección de Benard. Este tipo de células se forman en una capa de líquido dilatante y homogéneo ubicado entre dos placas térmicas. El líquido es calentado a partir de la placa inferior (C), mientras que la placa superior (F) permanece sin cambio de temperatura. En esta situación las regiones inferiores del líquido se encuentran a una temperatura más elevada que las regiones superiores, cuando la diferencia de temperatura rebasa cierto valor se produce un fenómeno de convección y las moléculas del líquido se ponen en movimiento en el sentido de las flechas indicadas en el diagrama.

secuencia del desorden, puesto que la termodinámica es una disciplina que estudia la destrucción de las estructuras, la disolución y desaparición de las formas. La célebre segunda ley de la termodinámica establece que en el universo la energía útil capaz de realizar trabajo tiene una tendencia general hacia la degradación, y por lo tanto a transformarse en calor, lo que conduce a un estado final en que se uniforman todas las temperaturas. La función de estado denominada entropía (*S*) fue introducida por Rudolf Clausius en 1854 para formalizar la segunda ley de la termodinámica. Dicha función es creciente y monotónica, y alcanza su máximo en el estado de equilibrio termodinámico en el cual un sistema o proceso ya no es capaz de evolucionar, debido a que se encuentra en un estado de degradación completa de la energía útil, lo cual se manifiesta como un valor uniforme de los parámetros termodinámicos (temperatura, presión, etc.). Por esta razón, la entropía es interpretada como una me-

dida del grado de desorden presente en un sistema. Desde el punto de vista estadístico, el aumento de la entropía indica que un sistema evoluciona hacia su estado más probable —el estado de máximo desorden molecular.

El Neovitalismo estructural

El enfoque estructural de los fenómenos naturales ha hecho retornar al vitalismo a un primer plano de atención. El vitalismo es una corriente de pensamiento que parecía haber sido eliminada por la ciencia positiva, basada ésta en el positivismo filosófico. El vitalismo se opone al reduccionismo, ya que sostiene que los seres vivos son esencialmente irreducibles a los procesos fisicoquímicos que tienen lugar en tales organismos, o sea: la vida es inconmensurable con la materia bruta. El médico, historiador y filósofo Georges Canguilhem dice que el término "vitalismo" puede ser aplicado a toda la biología preocupada por manifestar su independencia con respecto a las ambiciones anexionistas de las ciencias de la materia.

Según el vitalismo, entre los fenómenos vitales y los fenómenos materiales existen diferencias de grado y diferencias de naturaleza. El origen del vitalismo se remonta a Hipócrates y Aristóteles, este último conceptúa el alma (ánima) como la forma inmaterial del cuerpo y principio de la vida. A principios del siglo XX, el eminente embriólogo Hans Driesch y el filósofo Henri Bergson elaboraron las doctrinas de la *entelequia* y del *élan vital* respectivamente, mismas que constituyen los últimos intentos por establecer teorías de carácter vitalista, las cuales entraron en descrédito debido a los espectaculares progresos experimentales de las ciencias positivas durante este siglo.

La mayoría de los científicos contemporáneos son reacios al vitalismo, de manera que el adjetivo "vitalista" representa una especie de acusación muy temida por los investigadores en la biología. Muchos consideran que el vitalismo es una simple tautología: explicar la vida a partir de un principio vital, o de una fuerza vital, constituye un círculo vicioso de conceptos vacíos. Por lo tanto, las explicaciones vitalistas son consideradas como estériles por la mayor parte de los biólogos, ya que el principio vital es algo que no puede ser sujeto a observación por medio de la experimentación o disección. Así, muchos consideran al vitalismo como una deriva metafísica incompatible con la ciencia positiva. Por el contrario, el mecanicismo goza de una sólida reputación basada en sus éxitos experimentales y sostiene que sólo es cuestión de tiempo lograr la total explicación del fenómeno de la vida sin tener que recurrir a la vida misma para este propósito.

Sin embargo, René Thom ha hecho notar que el reduccionismo mecanicista se basa en un postulado casi metafísico: la reducción de los seres vivos a sus elementos fisicoquímicos, lo cual dista de haber sido demostrada experimentalmente. El vitalismo, por su parte, se apoya en el impresionante conjunto de fenómenos de regulación y finalidad aparente observados en la mayor parte de los procesos biológicos. Thom considera que la teoría de catástrofes apoya el desarrollo del vitalismo al proporcionarle un nuevo marco explicativo que cuenta con estatutos matemáticos precisos. La teoría de catástrofes se dirige a establecer una estructura formal para los seres vivos; dicha estructura es de carácter global y rige los detalles locales de la misma manera que la *entelequia* o principio vital propuesto por Driesch. La teoría de catástrofes describe la forma de los seres vivos no a partir de la fisicoquímica, sino por medio de la presencia de un *logos*, que Thom define como un potencial organizador constituido por una entidad geométrica que regula y gobierna el desarrollo de las diferentes partes del organismo. Asimismo reconoce que su teoría equivale a un "vitalismo geométrico".

El vitalismo geométrico tiene importantes antecedentes en la historia de la ciencia. Entre los años de 1800 a 1830, la época de Goethe, Lamarck, Cuvier y Geoffroy Saint-Hilaire, la cuestión del plan general de los organismos vivos constituía el problema central de la biología. Dicho problema consistía en saber si todos los animales estaban organizados de acuerdo con un plan único. Ésa fue una época de apasionados debates entre los naturalistas. En particular, fue notable el debate entre Georges Cuvier (1769-1832) y Etienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844), que tuvo lugar en la Academia de Ciencias de Francia en 1830. Cuvier sostenía la existencia de un principio de identidad (o correlación) funcional: "todo organismo forma un conjunto, un sistema único, individual y cerrado, en el cual las partes se corresponden mutuamente y concurren en la misma acción por una reacción recíproca" (Cuvier, 1985). A partir de este principio, Cuvier establece analogías entre las diferentes especies animales, por lo que divide a los animales en cuatro grandes clases, cada una de las cuales corresponde a un tipo particular de organización. Por lo tanto, para este científico no existía un plan único para todos los organismos.

Por su parte, Geoffroy Saint-Hilaire mantenía una de opinión contraria a Cuvier, y su aspiración consistía en establecer la existencia de un tipo o plan uniforme para la organización de los seres vivos: "me parece que la naturaleza ha formado a todos los seres vivos a partir de un plan único que en principio, es esencialmente el mismo pero ha variado de mil maneras en lo que respecta a sus partes accesorias" (Taton, 1981, T. III, cap. 1, p. 489). Geoffroy Saint-Hilaire rechazó el principio de identi-

dad funcional, propuesto por Cuvier, con base en el hecho de que los mismos órganos pueden satisfacer funciones muy diferentes y que órganos diferentes pueden realizar las mismas funciones. Por lo tanto, no es suficiente comparar los órganos en función de su forma o talla para poder establecer nexos entre las diferentes especies, sino que también es necesario considerar las posiciones relativas de los órganos —aquello que Geoffroy Saint-Hilaire denominó “conexión espacial”— para un principio topológico en favor de la unidad del plan de organización animal. Posteriormente, bajo la influencia de Darwin, Virchow y Pasteur, el interés de los biólogos se dirigió hacia las estructuras elementales (células, moléculas) y el reduccionismo mecanicista tomó el control de la biología.

La teoría de catástrofes permite reconsiderar desde un nuevo enfoque la cuestión del plan general del organismo, que para ciertos investigadores, como René Thom, continúa siendo la cuestión fundamental de la biología. Thom no se pronuncia en cuanto al número exacto de planes orgánicos fundamentales, pero afirma que son más de uno y menos de veinticinco. La teoría de catástrofes logra conciliar las tesis de Cuvier y Geoffroy Saint-Hilaire, ya que proporciona una descripción funcional (Cuvier) y espacial (Saint-Hilaire) de la morfogénesis animal, y también establece modelos para las morfologías que surgen localmente en el organismo (los órganos descritos por los anatomistas) a partir de un potencial local, de un *logos*. Tales potenciales locales son agregados en un potencial global que rige el comportamiento morfológico del organismo entero (campo morfogenético). De esta manera, según Thom, en la noción de campo morfogenético está presente el principio de conexión espacial propuesto por Geoffroy Saint-Hilaire y también las correlaciones funcionales de Cuvier, mismas que en la actualidad pueden ser interpretadas como conexiones en espacios donde ocurren procesos metabólicos. Por lo tanto, el potencial organizador global que tiene una naturaleza algebraica y geométrica es también un principio de conexión espacial y funcional entre las partes del organismo. Este tipo de principio no puede ser incluido en el centralismo genético dominante en la biología actual por medio de la llamada biología molecular.

CIENCIA Y FILOSOFÍA

Hoy en día, parece que asociar la ciencia y la filosofía equivale a intentar mezclar el agua y el aceite. La idea de una ciencia filosófica o de una filosofía científica resulta absurda para la mayoría de los científicos activos. En la actualidad, los científicos han sustituido a los religiosos y a los filósofos en la jerarquía del saber. Tan es así que con frecuencia se

solicita a los científicos su opinión sobre cuestiones que no son estrictamente científicas pero que tienen un gran interés para la humanidad: el sentido de la existencia, el futuro del planeta, el significado del hombre, el origen y fin del universo, la posibilidad de la vida eterna, etcétera.

Sin embargo, la intolerancia entre la ciencia y la filosofía no ha sido una constante histórica. De hecho, alrededor del siglo VI a. C., en el ámbito de la civilización griega, surgieron al mismo tiempo la filosofía y la ciencia. Pero los sabios de la Grecia clásica no buscaban transformar o dominar la naturaleza, sino comprenderla; es decir, buscaban construir un sistema coherente y racional que incluyera la totalidad de la realidad. Apoyándose principalmente en la razón, los sabios griegos buscaron establecer cierto número de principios para describir la gran variedad de fenómenos naturales. Ese principio de racionalidad y la intuición de la existencia de un orden en la naturaleza fueron los fundamentos de la filosofía y de la ciencia.

En el siglo IV a. C., Aristóteles logra la gran alianza: la filosofía se transforma en la ciencia que estudia los principios fundamentales y las causas primarias. Las otras ciencias quedan subordinadas a esta ciencia o filosofía primera que más tarde será conocida como metafísica y que se ocupa del estudio del ser en tanto que es; o sea, la metafísica no se ocupa de los aspectos particulares del ser (número, estado físico, etc.), sino de los aspectos más generales del ser en tanto que ser. Por otra parte, la física o filosofía segunda, es la ciencia de la naturaleza (física proviene del griego *physis*, naturaleza), y se le considera secundaria porque estudia al ser en sus aspectos particulares —aspectos físicos o naturales—. La física constituye una ontología local (particular) que recibe sus principios fundamentales de la metafísica y, por lo tanto, ambas disciplinas son indisolubles. En los siglos III y II a. C., durante la llamada época helenística, los filósofos del pórtico (estoicos) y los filósofos del jardín (epicúreos) consideran que la física es la fusión de la filosofía primera y la filosofía segunda (metafísica y física, respectivamente, según Aristóteles) por lo cual colocan a la física junto a la lógica y consideran a la ética como una de las tres partes de la filosofía.

Existe un consenso actual que considera a la segunda mitad del siglo XVI como la época en que surge la ciencia moderna. En particular, el inglés Francis Bacon es considerado como el teórico fundador del método científico basado en la observación y la experimentación. Por lo tanto, no deja de ser una gran paradoja que Bacon fue abogado de profesión y filósofo por vocación. Su obra más célebre, el *Novum Organum*, en la cual propone que la ciencia debe estar basada en el método experimental y encaminada a dominar la naturaleza, se plantea como una obra filosófica dirigida a sustituir el “Organon” que corresponde al nombre

medieval del conjunto de los escritos lógicos de Aristóteles. Sin embargo, no existe la mínima evidencia de que Bacon haya realizado experimento científico alguno.

En la segunda mitad del siglo XVII, Isaac Newton intitula su obra más importante —en la cual enuncia la famosa ley de la gravedad— como *Principios matemáticos de la filosofía natural*. Así, la física continúa desarrollándose como filosofía de la naturaleza hasta los albores del siglo XX. Científicos célebres como James Clerk Maxwell y Lord Kelvin, y matemáticos, como Alfred North Whitehead, se consideraban filósofos de la naturaleza. Ya en pleno siglo XX, matemáticos distinguidos como Henri Poincaré y físicos de la talla de Arthur Eddington y Albert Einstein consideraban que la ciencia no debía dissociarse de la filosofía.

EL DIVORCIO ENTRE LA ONTOLOGÍA Y LA CIENCIA

La filosofía positivista tiene orígenes distantes en algunos filósofos atomistas del siglo V a. C., pero fue hasta el siglo XIV que algunos monjes, filósofos de la naturaleza, pertenecientes al Merton College de la Universidad de Oxford, elaboraron una corriente de pensamiento basada en un profundo escepticismo sobre la capacidad del ser humano para llegar a conocer la esencia de los fenómenos naturales. Por lo tanto, para estos filósofos oxfordianos, el ámbito del conocimiento científico queda restringido a una mera descripción de los fenómenos naturales pero sin acceder a ningún conocimiento profundo sobre la naturaleza de tales fenómenos. Esta postura, eminentemente pesimista, fue transformada en una filosofía optimista y pragmática a principios del siglo XIX, por el francés Auguste Comte quien definió y estructuró las bases del pensamiento positivista, según el cual todo conocimiento debe basarse en los datos “positivos” de la experiencia, ya que más allá del mundo de los hechos sólo existen la lógica y las matemáticas puras. El positivismo repudia a la metafísica y todo tipo de especulación sobre la naturaleza o esencia de la realidad que no esté basada en evidencia susceptible de ser probada o refutada por los hechos. Auguste Comte aplicó sus ideas al campo de la sociología, pero en la segunda mitad del siglo XIX el físico Ernst Mach introdujo el positivismo al ámbito de la ciencia.

Ya en el siglo XX, durante los años veinte, surgió un poderoso movimiento neopositivista que consiguió el divorcio casi total entre ciencia y filosofía. Dicho movimiento filosófico coincide con el desarrollo de la mecánica cuántica que quizá representa la teoría científica más exitosa de toda la historia, en cuanto a su capacidad para describir y predecir fenómenos físicos fundamentales. Sin embargo, las bases epistemológi-

cas de la mecánica cuántica son de una oscuridad y ambigüedad extremas: la dualidad onda-partícula; el principio de incertidumbre que establece la imposibilidad de conocer al mismo tiempo la posición y velocidad de una partícula; la aparente necesidad de la participación del observador —ya sea humano o instrumental— para objetivar la realidad probabilística de los fenómenos microscópicos. Todas estas cuestiones constituyen verdaderos retos epistemológicos, pero la mayor parte de los científicos que trabajan en el ámbito de la mecánica cuántica se contentan con elaborar descripciones y predicciones de los fenómenos microfísicos sin preocuparse por comprender el fundamento epistemológico de tales fenómenos.

Se dice que alguna vez le preguntaron a Isaac Newton cuál era la causa u origen de la gravedad, a lo que respondió: “*hypothesis non fingo*” que quiere decir “yo no hago hipótesis”. De alguna manera, dicha respuesta ha sido tomada al pie de la letra por la ciencia contemporánea que ante cualquier fenómeno privilegia preguntarse “cómo” en lugar de “por qué” ocurre dicho fenómeno. Según los neopositivistas, la filosofía debe dejar el estudio de la naturaleza exclusivamente a los científicos y a sus métodos, ya que la filosofía sólo debe ocuparse del análisis formal del conocimiento científico y del lenguaje en general. Así, los neopositivistas emprendieron un vasto programa de formalización de las teorías y conceptos científicos en términos de la llamada lógica simbólica, con el fin de eliminar cualquier resabio metafísico presente en las ciencias “positivas” como la física contemporánea. El filósofo neopositivista Rudolf Carnap buscó sustituir el vocabulario teórico-metafísico de la ciencia por un vocabulario de términos concretos apoyados en un contenido empírico, pero dicho programa condujo a una serie de paradojas y contradicciones. Como dijo el propio Werner Heisenberg (descubridor del famoso principio de incertidumbre de la mecánica cuántica):

[...] para el positivista el mundo se divide en aquello que puede ser enunciado con claridad y aquello sobre lo cual es mejor callarse. Para mí, esta es la filosofía más absurda, pues casi nada puede ser enunciado con claridad. Si eliminamos todo aquello que no es claro, entonces con toda probabilidad nos quedaríamos con puras tautologías conceptuales desprovistas del mínimo interés. [Heisenberg, 1990, p. 290.]

Por otra parte, el notable matemático A. N. Whitehead consignó lo siguiente en su obra *La ciencia y el mundo moderno*:

“[la ciencia moderna] ha permanecido como un movimiento predominantemente anti-racional que se basa en una fe ingenua. La razón que utiliza la ciencia proviene de las matemáticas, que siguen el método deductivo y que

son una reliquia del racionalismo griego. La ciencia repudia a la filosofía. En otras palabras, la ciencia nunca se ha preocupado de justificar su fe o de explicar su significado, y ha permanecido blandamente indiferente a su refutación [hecha] por [David] Hume [...] si la ciencia no quiere degenerar en una mescolanza de hipótesis casuales, debe volverse filosófica y debe iniciar una crítica exhaustiva de sus propios fundamentos. [Whitehead, 1985, pp. 20-21.]

Podemos identificar en la ciencia moderna dos fines fundamentales: la acción y el conocimiento. A pesar de que la totalidad de las actividades científicas forma un continuo, éste presenta dos polos. Uno de éstos se interesa por el conocimiento puro: el fin principal de la ciencia es comprender a la naturaleza. El otro se interesa por la acción: el fin principal de la ciencia consiste en actuar eficazmente sobre la naturaleza. Esta especie de dicotomía provoca que en la práctica existan dos tipos de ciencia. Por una parte, una ciencia eficaz que añade muy poco o nada a nuestra comprensión del universo; dicha ciencia podría ser definida como tecnociencia y es la que cuenta con mayor número de practicantes en la actualidad. La otra ciencia intenta hacer más clara nuestra comprensión del universo pero tiene una capacidad limitada de acción sobre los fenómenos naturales; tal es el caso de las teorías morfológicas y de la mayoría de las teorías cualitativas en general. También se puede considerar que existe una zona intermedia donde se ubican disciplinas que son parcialmente eficaces e inteligibles, como la medicina y la sociología.

Auguste Comte propuso con un desmedido optimismo el siguiente esquema: ciencia → predicción → acción. Pero la experiencia cotidiana demuestra que es factible encontrarse ante situaciones bien comprendidas pero sobre las cuales no podemos actuar y que también es posible actuar eficazmente sobre situaciones mal comprendidas desde el punto de vista causal. De hecho, buena parte de los éxitos de la medicina contemporánea son consecuencia de acciones eficaces sobre fenómenos vagamente comprendidos. Por ejemplo, la aspirina (ácido acetilsalicílico) ha sido utilizada eficazmente durante casi un siglo sin que se conociera la base fundamental de su acción terapéutica, la cual fue establecida hasta la década de los setenta del presente siglo, por mediación de la biología molecular. Vale la pena mencionar que la evidencia empírica muestra que los llamados dolores reumáticos se agravan con la humedad. Así, basándose en el principio de analogía, Paracelso propuso, en el siglo XVI, que para aliviar los dolores reumáticos se deberían utilizar preparaciones de plantas absorbentes de gran cantidad de agua. Los sauces tienen dicha propiedad; por lo tanto, médicos y curanderos, seguidores de Paracelso, prepararon cocciones y extractos de hojas de sauce

que resultaron eficaces contra los dolores reumáticos. De tal tipo de preparaciones se obtuvo el ácido salicílico (saucé proviene del latín *salix*), base de la aspirina.

Según René Thom, la acción busca resolver problemas locales, mientras que la comprensión busca resolver cuestiones universales. Sin embargo, es una paradoja que los problemas locales requieran para su solución de elementos no locales y, por otra parte, la comprensión de algo exige la reducción del fenómeno global a situaciones locales típicas cuyo carácter sobresaliente las vuelve inteligibles. Así, toda acción eficaz opera por medio de una transición de lo local a lo global. Por ejemplo, para encender un foco se acciona el interruptor ubicado en un sitio definido del espacio-tiempo, pero tal acción tiene repercusiones no locales, ya que provoca el paso de corriente por el cable eléctrico y esto induce el aumento de temperatura en el filamento del foco hasta que aparece la luz. El proceso de comprensión opera a la inversa, va de lo global a lo local. Por lo tanto, una teoría no local presenta problemas epistemológicos que dificultan considerarla como científica, ya que nuestro conocimiento y nuestras acciones tienen un carácter local. Desde este punto de vista, la teoría de la gravedad o gravitación universal, propuesta por Newton, hace intervenir la acción a distancia para explicar el movimiento de los cuerpos, por lo cual es un ejemplo de teoría no local. El propio Newton hizo notar lo siguiente:

[...] es inconcebible que la materia bruta e inanimada pueda operar sin mediación sobre otra materia y afectarla sin tener mutuo contacto. Que la gravedad sea innata, inherente y esencial a la materia, de modo que un cuerpo puede actuar sobre otro cuerpo a distancia, a través del vacío, sin mediación de un elemento que permita la transmisión de la acción y las fuerzas, es algo que a mis ojos resulta tan absurdo que dudo que pueda ser aceptado por alguien dotado de sentido y razón. [Newton, 1785, p. 438.]

A pesar de lo anterior, los seguidores de Newton continuaron, durante casi tres siglos, presentando a la gravedad como un fenómeno de acción a distancia, hasta que Einstein con su teoría de la relatividad general localiza a la gravedad que entonces se vuelve una manifestación de la curvatura del espacio-tiempo. Así, el movimiento o caída de los cuerpos no se debe a que exista una atracción entre los mismos, sino a que dichos cuerpos se deslizan sobre las curvas geodésicas del espacio-tiempo, las cuales son consecuencia de la masa de la materia que al posarse sobre el espacio-tiempo provoca que éste adquiera una curvatura. En la relatividad general el movimiento no es consecuencia de la acción de fuerzas, sino de la presencia de limitantes geométricas; la materia no es inerte sino capaz de modificar la curvatura del espacio y dicha modificación no ocurre en forma instantánea, sino que se propaga a la velocidad de la

luz. Así, la gravitación se comporta como una onda que se propaga localmente entre sitios próximos del espacio-tiempo.

La teoría de la gravitación, propuesta en el siglo XVII por Descartes, se basaba en las interacciones directas entre hipotéticos vórtices, dicha teoría ofrecía una explicación inteligible de la gravedad pero no servía para calcularla. La teoría de Newton se basó sobre el principio cuasimágico de la acción a distancia; dicha teoría no hizo inteligible a la gravedad pero permitió calcularla. La historia dio la razón a Newton y relegó la teoría de Descartes al mundo de las curiosidades científicas. El punto de vista newtoniano fue justificado en función de su eficacia, su capacidad de predicción y, por lo tanto, de su capacidad de acción sobre los fenómenos, pero como apunta Thom: “los espíritus que buscan comprender al mundo, no pueden permitirse el desprecio, característico del cientificismo cuantitativo, ante las teorías cualitativas y descriptivas que surgieron desde los filósofos presocráticos hasta Descartes” (Thom, 1984, pp. 5-6).

EL RETORNO DE ARISTÓTELES

Forma dat esse rei (la forma otorga el ser a la cosa), este viejo adagio aristotélico es central para las teorías morfológicas. Según Aristóteles, la materia aspira a tomar forma, pero la forma no está separada de la materia, no es externa a la materia como se le considera en la filosofía de Platón. Para Aristóteles la toma de una forma por la materia es un proceso inmanente denominado *hilemorfismo*. Sin embargo, esto no implica que la materia pueda tomar cualquier forma ya que está sujeta a limitaciones de orden geométrico y topológico que establecen la complejidad de las morfológicas que pueden ser manifestadas.

En las teorías morfológicas también se manifiesta el principio de analogía que Aristóteles ejemplificó en su tratado de poética con la siguiente frase: “la vejez es a la vida como la noche al día”. La analogía puede ser expresada geoméricamente en términos de isomorfismo que significa identidad de forma. Así, un fenómeno termodinámico de transición de fase y un fenómeno económico de colapso de la bolsa de valores pueden ser modelados matemáticamente bajo la misma forma, por medio de un mismo concepto o *logos* que es un arquetipo geométrico-algebraico. El fundamento de la analogía es la relación de varios fenómenos u objetos con una forma única.

Otro tema aristotélico reintroducido por las teorías morfológicas consiste en la distinción entre potencialidad y acto. Esa distinción permitió a Aristóteles resolver las contradicciones presentes en la idea de causalidad y la existencia del movimiento: ¿cómo puede surgir el ser a partir

de lo que no es?, ¿cómo el mismo ser puede transformarse en otro? Para Aristóteles el ser proviene tanto de lo que es como de lo que no es, ya que se pueden distinguir dos tipos de categoría de existencia: el ser en potencia y el ser en acto. El ser en acto proviene del ser en potencia que a su vez es nada o un “no ser” en acto. Por lo tanto, los contrarios pueden existir en potencia pero no en acto, Aristóteles define el movimiento (el cambio, la transformación) como la actualización de aquello que es o existe en potencia. Thom retoma esta definición y la expresa matemáticamente mediante la noción del “despliegue universal de una singularidad degenerada” que restablece la dicotomía acto/potencia. Toda situación inestable es fuente de indeterminación; por lo tanto, el despliegue universal permite otorgar parámetros a todas las “actualizaciones posibles” de las potencialidades presentes en una situación inestable representada matemáticamente como una singularidad. Una singularidad matemática corresponde a una función que tiene la particularidad de tener nulas todas sus primeras derivadas en un punto determinado. Un ejemplo de singularidad matemática es la función cuadrática $f(x) = x^2$. La primera derivada de $f(x)$ es $2x$, misma que se anula en el origen ($x = 0$), o sea que la función presenta un mínimo en ese punto y posee una tangente horizontal. Otro ejemplo es la función cuadrática dependiente de dos variables $f(x, y) = x^2 + y^2$. Las primeras derivadas $2x$ y $2y$ se anulan en el origen (la función presenta un mínimo). Una función es una singularidad degenerada si además de todas sus primeras derivadas, todas sus derivadas hasta cierto orden son nulas en un mismo punto. Así, la función $f(x) = x^3$, es una singularidad degenerada de segundo orden debido a que su primera derivada ($3x^2$) y su segunda derivada ($6x$) son nulas en el origen (Fig. VII.2, a). En este caso, el origen constituye un punto de inflexión. En forma general, la función $f(x) = x^k$ constituye una singularidad degenerada de orden $k - 1$.

Las singularidades poseen la propiedad de concentrar una forma global en un punto, es decir, localizan la globalidad. Así, la singularidad cúbica $f(x) = x^3$ presenta un punto de inflexión en el origen, el cual dista de ser un punto simple, pues resulta de la colisión entre un máximo y un mínimo y, por lo tanto, tiene una complejidad oculta. El despliegue de la singularidad o sea, su deformación bajo el efecto de pequeñas perturbaciones, permite poner en evidencia la estructura latente u oculta presente en el punto de inflexión. Al deformar la singularidad cúbica x^3 en $x^3 - a^2x$, se hace que aparezcan un máximo y un mínimo locales, a uno y otro lado del origen, inicialmente sobrepuestos y, por lo tanto, indistinguibles. Ese máximo y ese mínimo son locales porque no corresponden al punto más alto o más bajo de la curva, sino que son el punto más alto y más bajo en relación con los puntos vecinos inmediatos (Fig. VII.2, b).

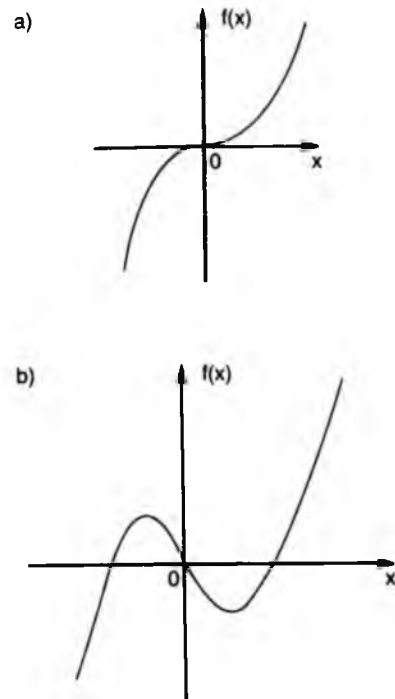


FIGURA VII.2 a) La función $f(x) = x^3$, constituye una singularidad degenerada de segundo orden, ya que presenta un punto de inflexión cuando $x = 0$. b) Despliegue de la singularidad cúbica x^3 en $x^3 - a^2x$ permite establecer la presencia de un máximo y un mínimo originalmente confundidos e inaparentes.

El despliegue matemático es una técnica que evidencia aquello que estaba oculto o latente, o sea, actualiza aquello que se encuentra en un estado virtual o potencial en la singularidad. Este método permite descubrir diferencias cualitativas en funciones que parecen idénticas (Fig. VII.3). Por lo tanto, el despliegue universal consiste en la actualización de todas las potencialidades virtuales presentes en una singularidad matemática degenerada.

Para René Thom, Aristóteles fue el primero que intentó construir una teoría del mundo que no estuvo basada en números o cantidades, sino en el continuo. Para Aristóteles la materia es un continuo a diferencia de lo que pensaban los atomistas como Demócrito y la mayoría de los físicos modernos. Según Aristóteles, el segmento de una línea no está compuesto de puntos discretos, sino de intervalos. Los puntos sólo existen en potencia, como posibles límites para uno u otro segmento. Aristóteles también reconoció la continuidad de la vida como una manifestación de la continuidad fundamental de la naturaleza. Esta idea inspira a las teorías morfológicas, en particular a la teoría de catástrofes la cual se apoya sobre las matemáticas del continuo, la geometría y la topología, a

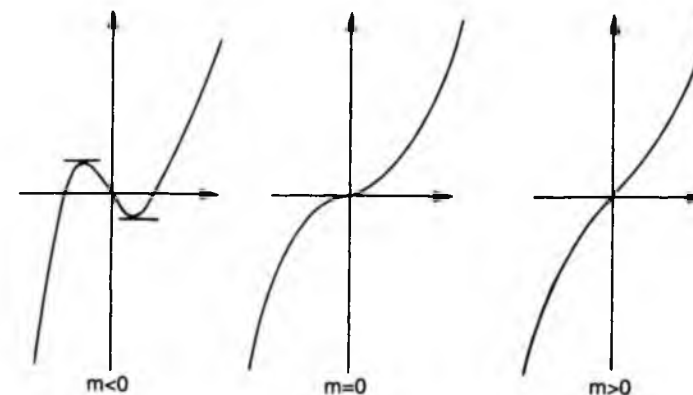


FIGURA VII.3 Despliegue universal de la singularidad cúbica $f(x) = x^3$, corresponde a una familia de funciones en el parámetro $F_u(x) = x^3 + ux$.

pesar de que busca comprender lo discontinuo, es decir, las formas. Las teorías morfológicas se consideran teorías del continuo orientadas a explicar o hacer inteligible la presencia de discontinuidades y, de alguna manera, constituyen la revancha de la geometría sobre la aritmética y el álgebra, la primacía de lo cualitativo sobre lo cuantitativo, de la inteligibilidad y comprensión sobre el cálculo y la mera eficacia.

MECANICISMO Y ORGANICISMO; ¿ENFOQUES OPUESTOS O COMPLEMENTARIOS?

De acuerdo con el eminente biólogo molecular Sidney Brenner, podremos hablar de verdadera ingeniería genética cuando los científicos hayan sido capaces de fabricar un centauro. Desde el punto de vista mecanicista, la fabricación de semejante bestia fantástica implica una comprensión de todos los procesos, desde el óvulo fertilizado hasta la aparición del organismo adulto, basándose en dos premisas fundamentales: a) los genes son los controles maestros de todas las reacciones que ocurren en las células, y b) el conocimiento exacto de las vías de desarrollo sobre las cuales actúan los genes para regular cada uno de los aspectos del proceso de desarrollo. Es un hecho que la biología molecular se encuentra lejos de haber logrado satisfacer las dos premisas anteriores. Sin embargo, hoy en día está bien establecida la relación entre ciertos genes y ciertos caracteres fenotípicos, como es el caso de varias enfermedades congénitas en las cuales se ha podido observar una clara relación causal entre un defecto en un gen en particular y la aparición del fenotipo propio de

tal o cual enfermedad congénita. Por otra parte, desde el punto de vista morfogénico, ha sido posible establecer cierta relación directa entre el llamado programa genético de una célula y la conformación final de algunas estructuras complejas como los ribosomas —conjuntos de proteínas y ácido ribonucleico (RNA) que constituyen las estructuras donde tiene lugar la síntesis de proteínas celulares—. Este fenómeno morfogénico es consecuencia de la siguiente cadena de eventos: secuencia de nucleótidos en ciertas regiones del DNA → secuencia de nucleótidos en ciertas especies de RNA → secuencia de aminoácidos en ciertas proteínas → estructura tridimensional de dichas proteínas → ensamble espontáneo de dichas proteínas y ciertas especies de RNA para conformar los ribosomas.

Sin embargo, el problema de la forma de un elefante es definitivamente más complejo que el de la forma de un ribosoma, para demostrarlo basta poner en una bolsa de agua los miles de proteínas y demás moléculas que forman a un elefante, a continuación procedemos a agitar la bolsa a una temperatura de 37° C y al final obtendremos una sopa quizá muy nutritiva pero que dista de ser igual a un elefante. Es decir, el problema que no han podido resolver los mecanicistas consiste en explicar cómo las diferentes proteínas, codificadas por los genes de un organismo como el elefante, actúan para llevar a cabo tres diferentes y complejos tipos de actividades: crecimiento, movimiento y diferenciación. Es más, resultados recientes han demostrado que la supuesta relación simple y directa entre la secuencia de nucleótidos de un gen, la secuencia de aminoácidos de la proteína codificada por dicho gen y la conformación espacial de la proteína dista de ser una relación unívoca. De hecho, hoy se sabe que en muchos casos es posible obtener una variedad de conformaciones espaciales estables a partir de la misma secuencia de aminoácidos y, sin embargo, de entre estas conformaciones existe sólo una capaz de funcionar apropiadamente en el interior del organismo. Hasta el momento, el paradigma genotipo-fenotipo es incapaz de ofrecer una explicación satisfactoria al respecto.

En el caso de las teorías morfológicas organicistas, el elemento central y prácticamente común a todas estas teorías es el “campo morfogénico”, cuyo papel consiste en guiar o dirigir el plan general de desarrollo orgánico que lleva a la adquisición de una forma específica para el organismo. Desde el punto de vista organicista, los genes juegan un papel importante y a la vez secundario, ya que actúan como factores que seleccionan el campo morfogénico específico a partir de un amplio espectro de campos posibles. Si traducimos lo anterior en términos de la física, se puede decir entonces que los genes son responsables de establecer las condiciones límite que definen la solución correcta de las ecuaciones generales que describen al campo morfogénico. Así, desde

el punto de vista organicista, la fabricación de un centauro implica conocer las ecuaciones generales del campo morfogénico de un hombre y también aquellas correspondientes al campo morfogénico de un caballo, y luego desarrollar algún procedimiento matemático para conjuntar ambos tipos de ecuaciones, de manera que las soluciones del grupo de ecuaciones resultantes establezcan las condiciones de los factores celulares y genéticos necesarios para producir el desarrollo de un centauro.

Por supuesto que ninguna de las teorías morfológicas actuales está lo suficientemente desarrollada como para definir un grupo de ecuaciones generales del campo morfogénico de una mosca, mucho menos las ecuaciones que definen a un centauro. En realidad, el programa de investigación de las teorías morfológicas se encuentra todavía en un estado primitivo de desarrollo. Sin embargo, los organicistas confían en que lograrán desarrollar una sólida teoría del campo morfogénico basada en fundamentos matemáticos; dicha teoría servirá como fundamento para establecer una biología generativa o biología de la forma, basada en leyes morfológicas que corresponden a las representaciones matemáticas del campo morfogénico. Los trabajos de René Thom, Brian Goodwin, Robert Rosen y F. E. Yates, por citar sólo algunos, representan las primeras etapas en el camino hacia la teoría general del campo morfogénico.

El desarrollo de una teoría general del campo morfogénico permite contemplar la futura solución del problema fundamental del desarrollo orgánico que consiste en saber cómo un organismo adquiere la forma que le es propia a su especie. Pero antes de poder lograr la solución de dicho problema, tanto los organicistas como los mecanicistas deberán explicar la razón de los siguientes aspectos fenotípicos: *a)* la estructura tridimensional de las proteínas sintetizadas por el organismo, *b)* las propiedades funcionales de dichas proteínas, *c)* la estructura y función de las vías metabólicas activas en el organismo, *d)* el origen y acción de los sistemas de información posicional necesarios para permitir el desarrollo coordinado del organismo, *e)* la estructura de las células, tejidos, órganos y de la forma general del organismo, *f)* la estructura del comportamiento instintivo del organismo, *g)* los procesos de regulación y regeneración morfológica.

En la actualidad, la biología molecular, identificada con el paradigma mecanicista, está en posición de responder parcialmente algunas de las cuestiones antes mencionadas. Sin embargo, es muy improbable que la biología molecular, basada en una concepción de la realidad correspondiente a la de la física clásica, sea capaz de aproximarse siquiera a la explicación de las cuestiones relacionadas con los incisos *d*, *e*, *f* y *g*. Por otra parte, detrás del concepto de campo morfogénico, propuesto por

los organicistas, se encuentra la posibilidad de responder a todas las cuestiones planteadas en los incisos arriba mencionados. Sin embargo, mientras no se logre establecer una descripción adecuada de la manera como operan dichos campos (descripción que debe estar basada en una sólida teoría formal de carácter matemático) y en ausencia de un esquema explicativo que permita entender cómo dichos campos morfogenéticos se relacionan con los campos energéticos descritos por la física, el poder explicativo de la teoría del campo morfogenético seguirá siendo muy limitado, pues se encuentra en una situación similar a la del concepto de campo gravitacional antes de la aparición de la teoría de la relatividad general desarrollada por Einstein.

Son muchos los científicos y filósofos que han hecho notar que el título *Sobre el origen de las especies*, dado por Darwin a su obra más célebre e influyente, constituye el caso más notable de inconsistencia entre el título y el contenido de una obra científica. Esto se debe a que Darwin en ninguna parte de su obra intenta explicar cómo se originaron los ancestros comunes de las especies posteriores. De hecho, esta obra sólo intenta explicar cómo los organismos descendientes de ancestros comunes pueden llegar a diferir entre sí por medio de un proceso histórico (evolutivo) basado en la selección natural. Desde el punto de vista darwiniano, la forma orgánica es resultado de un proceso histórico y accidental (evolutivo) y no consecuencia de la acción de leyes racionales específicas como aquellas descritas por la física. En este hecho reside una gran paradoja, puesto que el paradigma de explicación científica consiste en lograr el establecimiento de leyes racionales que den cuenta de los fenómenos naturales. Existe un consenso que considera a las explicaciones científicas como explicaciones basadas en reglas o principios, los cuales constituyen leyes naturales, o sea, la explicación científica es una explicación de acuerdo con la ley natural. Lo anterior es ilustrado por la siguiente definición ofrecida por el célebre epistemólogo contemporáneo Carl Hempel: explicar significa que ciertos hechos o eventos en particular son cubiertos por principios generales que tienen el *status* de leyes. A esta definición de explicación se le conoce como nomológica-deductiva (Hempel, 1965, p. 337).

Un aspecto muy importante de la explicación científica consiste en reducir los accidentes históricos a un mínimo y buscar que esta explicación esté sustentada en los principios que definen la organización de los sistemas naturales. Usualmente, el procedimiento que se ha de seguir consiste en describir los estados posibles de un sistema de acuerdo con sus propiedades intrínsecas, para luego proceder a explicar los particulares que han sido observados, considerándolos como una actualización de las posibilidades de dicho sistema en función de las condiciones par-

ticulares (históricas) en que se encuentra. Esto implica que las explicaciones históricas no son suficientes para formular una explicación científica, sino que son un complemento de ésta. Sin embargo, desde la aparición del darwinismo como paradigma central de la biología, las explicaciones históricas constituyen la base del concepto de explicación en la biología, como lo ejemplifica el famoso *dictum* de Dubzhansky (1973): "Nada tiene sentido en biología si no es a la luz de la evolución." Como ya ha sido mencionado, varios pensadores y científicos están de acuerdo en que la biología es fundamentalmente diferente de la física. Sin embargo, para muchos biólogos esta diferencia radica en que la biología, a diferencia de la física, es una disciplina histórica. Así, Edelman afirma que la evolución se basa en una particular secuencia histórica de eventos de selección natural sobre poblaciones de organismos que presentan variaciones (Edelman, 1992, p. 213). Por otra parte, Mayr sugiere que el darwinismo representó un importante cuestionamiento a la interpretación causal de la naturaleza elaborada por la física clásica, ya que dicha interpretación era insuficiente para incluir los procesos históricos que han causado la diversidad y adaptabilidad de los seres vivos (Mayr, 1988, pp. 186-187).

El darwinismo no ofrece una explicación del origen de la forma orgánica. Mecanicistas y organicistas están advertidos de esta deficiencia del darwinismo; así pues, tanto los que se dedican al estudio de la biología molecular del desarrollo como aquellos que se dedican a desarrollar las teorías morfológicas están convencidos de que podrán llegar a establecer las leyes que rigen el proceso de desarrollo orgánico. Los mecanicistas esperan que dichas leyes estarán fundamentadas en el concepto del programa genético. Los organicistas, por su parte, confían en que la noción del campo morfogenético conducirá al descubrimiento de las leyes morfogenéticas que rigen el desarrollo orgánico. Así, tomando en cuenta lo anterior, quizá la actitud más razonable será permitir que ambos enfoques sobre el problema fundamental del desarrollo (el problema de la forma biológica) continúen desarrollándose en forma paralela o de manera conjunta, en lugar de considerarlos como paradigmas opuestos e irreconciliables, ya que tanto los organicistas como los mecanicistas aspiran a conocer la verdad que reside en la naturaleza.

VIII. HACIA UNA BIOLOGÍA DE RELACIONES

LA INCONMENSURABILIDAD EPISTEMOLÓGICA ENTRE LA FÍSICA Y LA BIOLOGÍA

LA RELACIÓN ENTRE LA FÍSICA y la biología nunca ha sido estrecha. Por largo tiempo la física se ha ocupado de elaborar leyes generales con carácter universal, las cuales, desde un punto de vista biológico, parecen aplicarse a una clase limitada de sistemas. Los organismos vivos no son sistemas adecuados para encontrar principios universales. La física considera a los organismos como colecciones de condiciones iniciales y condiciones límite que deben ser sobrepuestas a las verdaderas leyes universales. Tales limitantes particulares deben ser especificadas en forma independiente antes de poder aplicar las leyes universales a los organismos. Sin embargo, la mayor parte de los físicos considera que la física es la ciencia de la naturaleza material en todas sus manifestaciones y, por lo tanto, la relación de la física con la biología es una relación entre lo general y lo particular. Esta posición corresponde al pensamiento reduccionista dominante en la ciencia contemporánea, cualquier sugestión, de que tal punto de vista es inadecuado para entender los fenómenos biológicos, es interpretada como un retorno hacia el "vitalismo" o "animismo", considerados, hoy en día, incompatibles con la ciencia.

Sin embargo, algunos físicos y matemáticos han hecho notar que en esta era de la biología molecular todavía no se ha logrado establecer una cadena de inferencias científicas que conduzca de los principios fundamentales de la física hacia los eventos importantes de la biología. Por otra parte, también se ha señalado que en las confrontaciones directas entre la física universal y la biología especial, es la física la que ha tenido que ceder terreno. Por ejemplo, el distinguido fisicomatemático Robert Rosen considera que la física teórica es demasiado especializada y limitada por lo cual no puede incluir a los fenómenos orgánicos. Rosen sugiere que la física es la verdadera ciencia especial y que, lejos de poder absorber a la biología, será ésta la que con su progreso obligará a que la física se transforme de manera radical.

SISTEMAS ABIERTOS

Los fenómenos biológicos de morfogénesis, ya sea en el ámbito de la embriología o a nivel molecular, como en el caso del plegamiento espa-

cial de las proteínas para lograr su conformación activa, constituyen problemas muy complejos para la física. El surgimiento de niveles de organización estructural cada vez más complejos a partir del cigoto (óvulo fertilizado), que es una estructura indiferenciada, parece ocurrir contra toda intuición de la física. De hecho, la observación de las propiedades regulatorias de los embriones tempranos llevaron al célebre embriólogo Hans Driesch a proponer que las leyes físicas nunca serán suficientes para explicar la vida.

En este siglo, a mediados de los años treinta, Ludwig von Bertalanffy señaló que la dinámica de los llamados sistemas abiertos muestra grandes similitudes con los procesos de morfogénesis biológica. Dichos sistemas abiertos presentan estados uniformes (*steady states*) en los cuales manifiestan propiedades regulatorias inexistentes en los sistemas cerrados en estado de equilibrio, que son los sistemas estudiados por la termodinámica clásica. En 1942, N. Rashevsky demostró que la asociación entre una reacción química y la difusión mecánica puede producir una inestabilidad en un sistema espacialmente homogéneo y uniforme. En tal sistema, cualquier heterogeneidad (desviación del estado homogéneo) aumenta de forma autocatalítica hasta producir un gradiente espontáneo, situación ausente en los sistemas cerrados.

En 1952, el notable matemático Alan Turing sugirió que una versión más simple del proceso descrito por Rashevsky podría constituir el principio que dispara la morfogénesis embrionaria. A mediados de los años sesenta, varios científicos, entre los cuales se distingue Ilya Prigogine, demostraron la existencia de un gran número de fenómenos que trascienden las reglas de la termodinámica y dinámica clásicas. Esto planteó la necesidad de ampliar la física con el fin de incluir dichos fenómenos. Así surgió la ciencia de los sistemas abiertos.

El estudio dinámico de tales sistemas abiertos incluye, entre otras, disciplinas como la teoría de estructuras disipativas, la teoría del caos y atractores extraños y la teoría de catástrofes. Sin embargo, los fundamentos físicos de los sistemas abiertos son prácticamente desconocidos. Rosen sugiere que esta situación es consecuencia de que la física considere al sistema cerrado como primario y al sistema abierto como un tipo de perturbación del sistema cerrado. Este científico propone que es más razonable considerar al sistema cerrado como un caso degenerado del sistema abierto, aunque adoptar esta posición implica que las herramientas de la termodinámica y la mecánica estadística son inútiles para comprender los sistemas abiertos. Un ejemplo concreto de lo anterior está dado por el fenómeno de plegamiento espacial de las proteínas. En términos físicos el plegamiento espacial de una cadena polipeptídica (las proteínas son cadenas de aminoácidos unidos entre sí por medio de uniones peptí-

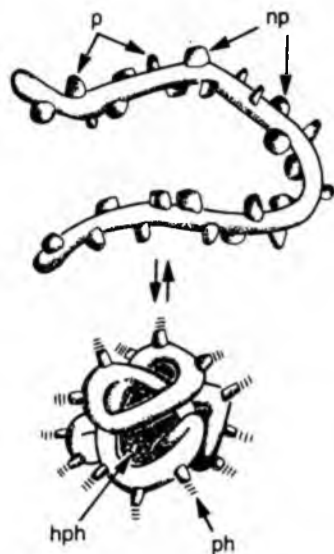


FIGURA VIII.1 Ejemplo del plegamiento de una cadena polipeptídica (proteína) para formar una estructura globular estable. Los grupos de aminoácidos polares (p) tienden a situarse en el exterior de la proteína donde pueden interactuar con las moléculas de agua formando puentes de hidrógeno (ph). En este caso el agua constituye el solvente en que está suspendida la proteína. Los aminoácidos no polares o hidrofóbicos (np, hph) se encuentran orientados hacia el interior de la proteína, evitando así el contacto con el agua.

dicas), para lograr su conformación activa, constituye un simple problema de reducción del sistema a su mínimo estado de energía libre. Sin embargo, una típica cadena polipeptídica (una proteína) puede estar constituida por decenas o cientos de aminoácidos, cada uno de los cuales está compuesto por decenas de átomos, de manera que la formulación de la ecuación correspondiente a la función de energía libre de tal proteína, y su solución para establecer un valor mínimo, es técnicamente muy difícil. Experimentos de desnaturalización y renaturalización de proteínas (desdoblamiento con pérdida de la función biológica y plegamiento con recuperación de la función biológica) muestran que la superficie de energía libre de las proteínas debe presentar, en la situación real, un solo mínimo para cada tipo de proteína en particular, puesto que la transición del estado desnaturalizado (desplegado) al estado de plegamiento con máxima actividad biológica ocurre en forma rápida y precisa (Fig. VIII.1). Sin embargo, cuando se realizan los cálculos correspondientes a las funciones de energía libre de cualquier tipo de proteína, se obtienen múltiples soluciones posibles que sugieren la existencia de múltiples estados parciales de mínima energía libre, en los cuales podría quedar atrapada la conformación de tal proteína, haciendo imposible que ésta logre llegar al verdadero estado de mínima energía libre que corresponde a la conformación espacial con auténtica actividad biológica. Esta discordancia entre la teoría física y la evidencia experimental es un ejemplo de la insuficiencia de la física actual para incluir a los fenómenos biológicos.

MECÁNICA CUÁNTICA Y BIOLOGÍA

En principio, el ámbito de la biología molecular sería el campo de la biología más adecuado para la aplicación de los principios de la teoría física más poderosa y eficaz conocida hasta la fecha: la mecánica cuántica. A principio de los años sesenta, Rosen intentó estudiar las bases microfísicas de la especificidad molecular, característica fundamental de las macromoléculas que contienen información genética (DNA y RNA), así como también de las regiones moleculares que constituyen los llamados sitios activos de las enzimas (catalizadores biológicos) y los sitios de interacción con ligandos moleculares en el caso de los anticuerpos y de los receptores presentes en las membranas celulares. Rosen procedió a realizar el análisis en términos cuánticos de los ácidos nucleicos, partiendo de la suposición de que los sitios moleculares portadores de la información genética debían constituir una familia de parámetros cuánticos observables. Las propiedades matemáticas de dichos parámetros cuánticos están limitadas por los requerimientos biológicos necesarios para lograr la estabilidad y accesibilidad de la información genética, los cuales permiten la existencia de mecanismos de reconocimiento a nivel molecular. En términos formales, lo anterior representa un problema de medición desde el punto de vista cuántico.

Rosen encontró que los parámetros observables de las moléculas portadoras de información genética no pueden ser analizados por medio de las llamadas ecuaciones hamiltonianas características de la mecánica cuántica. Esto tiene como consecuencia la imposibilidad de derivar ecuaciones de Schrodinger y funciones de onda a partir de tales parámetros que resultan incapaces de ser estudiados por los métodos convencionales de la mecánica cuántica. Para Rosen, la relación del subsistema de observables con respecto a la molécula entera (sitio activo que contiene la información genética o sitio que permite el reconocimiento molecular específico) constituye un ejemplo de subsistema que no es físicamente separable de la molécula entera, o sea, no existe procedimiento físico alguno que permita separar a la molécula entera en sus dos partes o subsistemas: uno que corresponde al sitio activo y otro que corresponde al resto de la molécula.

En principio, es posible describir la totalidad de la molécula en términos cuánticos convencionales, pero no es posible recuperar a partir de tal descripción la información que especifica o corresponde al sitio activo de dicha molécula. Así, en el caso de las enzimas su región más importante, desde el punto de vista biológico, corresponde al sitio activo, que no puede ser fraccionado o separado del resto de la molécula en térmi-

nos cuánticos. Sin embargo, la idea de que todo subsistema molecular activo es separable con respecto al resto de la molécula de la cual forma parte constituye un postulado reduccionista comúnmente aceptado por los biólogos moleculares. Esto es una manifestación de la filosofía analítica y reduccionista, según la cual, las mezclas de fases heterogéneas pueden ser resueltas (separadas) en fases puras y homogéneas y, por lo tanto, las propiedades de cualquier mezcla pueden ser inferidas a partir de las propiedades que manifiestan por separado las diferentes fases de dicha mezcla.

Desde un punto de vista cuántico, la imposibilidad de generar una ecuación hamiltoniana, a partir de ciertos parámetros observables, implica que la dinámica de tales observables arbitrarios queda disociada de cualquier principio físico fundamental, es decir, no hay una razón para creer que los observables que caracterizan la especificidad de un sitio activo molecular están relacionados o constituyen funciones de cualesquiera de los parámetros observables considerados por la física, ni tampoco es posible medir tales observables correspondientes al sitio activo por medio de los métodos propios de la física cuántica.

LA BIOLOGÍA DE RELACIONES

Por lo general, los físicos interesados en los fenómenos biológicos elaboran modelos de estos fenómenos orgánicos partiendo de la simplificación de sus aspectos globales e integrales, para luego concentrarse en el análisis físico de sus aspectos materiales. Este tipo de enfoque produce la pérdida irremediable de las propiedades de organización, característica fundamental de los seres vivos. De hecho, la existencia de organización es el criterio básico para definir a un organismo. En los años cincuenta el físico teórico N. Rashevsky se propuso descubrir el *bauplan* (plano o diseño) universal de la organización funcional que pudiera ser utilizado como criterio básico para establecer que un sistema constituye un organismo, independientemente de que dicho *bauplan* sea ejecutado de maneras muy diferentes, desde el punto de vista físico, por diferentes organismos. En lugar de considerar a un organismo en particular como un sistema material y luego proceder a descubrir su organización a partir de la física de sus elementos materiales, Rashevsky propuso empezar por una organización abstracta y luego proceder a establecer sus principios físicos tomando como base sus posibles realizaciones materiales. Esta propuesta es el fundamento de la llamada biología de relaciones.

El postulado de que las descripciones relacionales de los organismos son tan válidas y reales como sus descripciones físicas, plantea el proble-

ma de conciliar ambos tipos de descripción a pesar de que las descripciones en términos relacionales están fuera del ámbito de la física convencional. Según Rosen, el marco conceptual de la física es demasiado estrecho para acomodar los fenómenos orgánicos. Un principio fundamental de la ciencia es la convicción de que existe un orden en los fenómenos naturales, que obedecen leyes físicas que pueden ser articuladas y comprendidas por el intelecto. Esta convicción puede ser resumida en la idea de causalidad. También existe la convicción de que el orden causal presente en el mundo exterior puede ser formalizado en términos de relaciones lógicas entre las proposiciones que describen a dichos eventos, lo cual constituye el concepto de ley natural. De esta manera, las relaciones causales presentes en el mundo externo pueden ser hechas coincidir con implicaciones en un sistema lógico adecuado. La atención de los científicos tiende a concentrarse en los sistemas lógicos o matemáticos que pueden producir imágenes de ciertos eventos ocurridos en el mundo exterior. Así, los aspectos más profundos de la ciencia teórica se ocupan de la clase de sistemas matemáticos que pueden corresponder a imágenes de la realidad física y de las relaciones que existen entre tales imágenes.

El tipo más común de imagen matemática de un evento físico consiste en una función o relación matemática que involucra una secuencia de argumentos correspondientes a un grupo, conjunto o clase. La ecuación de Van der Waals es un buen ejemplo de lo anterior: $(p + a/v^2)(v - b) = rT$. Ésta es una ecuación de estado que describe los puntos de equilibrio de una clase de gases (no ideales). La presión, volumen y temperatura (p, v, T) corresponden a las variables de estado del gas, mientras que a, b, r son parámetros observables. Desde el punto de vista matemático la ecuación de Van der Waals corresponde a una relación única entre seis argumentos: $X(p, v, T, a, b, r) = 0$, y no existe un elemento matemático que permita distinguir a un argumento de otro; la distinción informal entre variables de estado y parámetros no tiene significado desde el punto de vista matemático. Sin embargo, la ecuación de Van der Waals establece que cuando se especifican dos variables de estado (v. gr. p, T), entonces el volumen v queda determinado para el sistema en el estado de equilibrio a pesar de que los valores de p y T son establecidos por la naturaleza del medio externo, o sea, estos valores son determinados por procesos que no obedecen a la ley física (la ecuación de Van der Waals) que gobierna el comportamiento del propio sistema analizado. Por lo tanto, los valores de las variables del sistema no son determinados por la ley que rige al sistema, sino por el ambiente en que se encuentra dicho sistema. Una vez que han sido determinados los valores de los argumentos p y T , la ley física establece que en el equilibrio el argumento v debe tener el valor indicado por la propia ley física.

Rosen ejemplifica lo anterior al dividir los argumentos indiferenciados de la ecuación de Van der Walls en tres clases de argumentos:

- 1) El genoma del sistema (a, b, r).
- 2) El medio ambiente del sistema (p, T).
- 3) El fenotipo del sistema (v).

Rosen utiliza esta terminología para enfatizar las analogías biológicas entre los sistemas y sus representaciones matemáticas. De hecho, nunca se elaboran representaciones matemáticas de sistemas individuales, sino de clases o familias de sistemas que presentan los mismos tipos de estado pero que manifiestan *genomas* (en la terminología de Rosen) diferentes. La clase entera define un contexto para cada sistema individual que forma parte de la clase, y las diferentes formas en que un sistema individual es incluido dentro de tal clase da origen a contextos diferentes.

Las representaciones matemáticas utilizadas por la ciencia se han vuelto demasiado abstractas como consecuencia de haberse ocupado de sistemas individuales sin tomar en cuenta el contexto de dichos sistemas. Por lo tanto, nuestras imágenes matemáticas han ignorado u olvidado ciertos aspectos fundamentales de la realidad física, puesto que al considerar un sistema en particular, sin tomar en cuenta su contexto, dicho sistema es identificado con toda una clase de contextos lo que provoca una pérdida irremediable de información con respecto al sistema. Sin embargo, al dividir los argumentos de una ecuación de estado en genoma, medio ambiente y fenotipo, se puede establecer una correlación entre dichos argumentos y las antiguas categorías de causalidad propuestas por Aristóteles: el genoma del sistema puede ser identificado con la *causa formal*; el medio ambiente del sistema con la *causa eficiente*, y el propio estado (fenotipo) del sistema con la *causa material*. Estas categorías son diferentes y ninguna puede suplir a la otra; ignorar esto ha sido causa de mucha confusión en el ámbito de la biología teórica.

La descripción convencional de la realidad física, en términos de relaciones entre variables, da como resultado la utilización de un mismo objeto matemático para describir sistemas distintos que poseen estructuras causales completamente diferentes; por lo tanto, este tipo de descripciones no pueden discriminar o diferenciar dichas estructuras. De hecho, este tipo de formulación sólo puede describir clases de equivalencias. Por ejemplo, en los años cincuenta, el notable matemático Janos von Neumann estaba interesado en desarrollar la teoría de autómatas capaces de reproducirse. Para este propósito, Von Neumann partió del siguiente argumento: la existencia de un dispositivo que constituye el principio de una computadora universal (la llamada máquina de Turing)

implica que también debe existir un dispositivo que corresponde a un constructor universal. El argumento de Von Neumann se basa en que la construcción de algo equivale a seguir un patrón o conjunto de órdenes específicas y en que la computación equivale a seguir un programa; ambos procesos son de carácter algorítmico y, por lo tanto todo lo que es válido con respecto a la computación debe también ser válido con respecto a la construcción. Sin embargo, de acuerdo con la terminología propuesta por Rosen, es muy fácil demostrar que la computación involucra a una causa eficiente, mientras que la construcción parece involucrar de forma importante a una causa material. La falta de equivalencia entre las categorías de causalidad involucradas en estos procesos invalida el argumento de Von Neumann y sugiere que es inadecuado extrapolar modelos basados en los principios de la computación a cuestiones biológicas como el desarrollo embrionario y la evolución de los organismos.

Hasta la fecha, casi todos los modelos y métodos utilizados para describir sistemas en física, biología, ciencias sociales y tecnología son esencialmente similares a los tipos de modelo propuestos por Newton en el siglo XVII. A pesar de que todos estos modelos muestran divergencias técnicas entre sí, comparten un dualismo fundamental que consiste en la separación entre los estados del sistema y las leyes dinámicas que lo rigen. Los estados representan los aspectos intrínsecos del sistema, mientras que las leyes dinámicas se refieren a los efectos de aspectos o elementos ajenos al sistema. En términos de las categorías aristotélicas de causalidad, la separación (división) entre estados y leyes dinámicas corresponde a una segregación de las categorías causales. Esto equivale a separar la causa material de la causa formal y de la causa eficiente. En los modelos newtonianos para la descripción de sistemas, cada categoría causal es reflejada como un aspecto independiente desde el punto de vista lógico es decir, se ha constituido en una especie de axioma el principio newtoniano de que los sistemas deben ser descritos en términos de estados *más* leyes dinámicas.

Sin embargo, a partir de la década de los sesenta se ha incrementado el número de científicos y matemáticos que considera que los modelos newtonianos sólo son capaces de describir a una clase muy limitada de sistemas: la clase de los procesos o sistemas simples. Un sistema simple es aquel en el cual la noción de estado puede ser determinada o asignada de una vez por todas y las categorías causales (en términos aristotélicos) pueden ser segregadas en forma independiente. Cualquier sistema que no satisface estos criterios constituye un ejemplo de *sistema complejo*, en el cual las categorías causales se encuentran interrelacionadas, de modo que el lenguaje dualista de estados *más* leyes dinámicas resulta incapaz de describir dicho sistema por completo. Por lo tanto, los sis-

temas complejos corresponden a imágenes matemáticas distintas e irreductibles a los modelos dinámicos que hasta la fecha han sido considerados como universales.

La aplicación a los fenómenos biológicos de los conceptos del reduccionismo mecanicista, asociados con modelos matemáticos tradicionales, ha tenido como consecuencia la sustitución de sistemas complejos por subsistemas simples. Un sistema complejo, que debe ser descrito como una red de interacciones informativas, sólo puede ser aproximado local y temporalmente por un modelo que corresponde a un sistema simple. Sin embargo, en la medida en que el sistema complejo es observado por periodos prolongados, se hace más imprecisa e ineficiente su descripción en términos de los modelos dinámicos convencionales. Dicha imprecisión se manifiesta como la aparición de errores o el surgimiento de nuevas propiedades no contempladas en el modelo dinámico original. Tomando en cuenta lo anterior, varios investigadores consideran que la física es en realidad la ciencia de los sistemas simples y no cuenta con el marco conceptual (teórico) adecuado para estudiar sistemas complejos como los organismos vivos. De modo que la relación entre la física y la biología no corresponde a una relación de lo general hacia lo particular, sino que tal vez la física deberá ser modificada por la introducción de conceptos propios de la biología, la cual se ocupa directamente del estudio de sistemas complejos, cuya descripción racional debe incluir la categoría de causalidad final o teleológica, la cual está totalmente excluida del ámbito de los sistemas simples que son el objeto de estudio de la física.

Los sistemas complejos pueden contener múltiples subsistemas que actúan como modelos predictivos de su propio comportamiento o del comportamiento de su entorno inmediato, cuyas predicciones de comportamientos futuros pueden ser utilizadas para modular cambios de estado en el presente. Los sistemas de este tipo actúan de forma anticipadora y poseen varias propiedades novedosas que aún no han sido suficientemente estudiadas, debido a la falta de un marco teórico adecuado para la descripción de sistemas complejos y anticipadores. Como dijo Einstein en una conversación con Leo Szilard: "A partir del estudio de los organismos vivos podemos apreciar mejor cuán primitiva es todavía la física."

APÉNDICE: LAS CAUSAS Y LOS PRINCIPIOS EN LA BIOLOGÍA DE ARISTÓTELES

EXPLICACIÓN Y PREDICCIÓN son los dos pilares que sustentan las metas de la actividad científica. De alguna manera, el objetivo principal de la ciencia es ofrecer explicaciones convincentes de los eventos y fenómenos que ocurren en el universo. Sin embargo, es necesario establecer un criterio para distinguir entre las explicaciones científicas y otros tipos de explicaciones como pueden ser las de tipo religioso o las astrológicas. Como ya fue mencionado, existe un consenso que considera las explicaciones científicas como explicaciones basadas en reglas o principios, que constituyen leyes naturales o sea, la explicación científica está de acuerdo con la ley natural. Las siguientes definiciones de dos epistemólogos contemporáneos, se añaden a la ya mencionada de Hempel, para ilustrar lo anterior. Según J. Kim, las explicaciones son intentos para establecer conexiones nomológicas (de acuerdo con la ley) entre hechos o fenómenos (Kim, 1964). La mexicana Margarita Ponce considera que toda explicación constituye un argumento, pero la verdadera explicación resulta de la suma de dicho argumento más la toma de conciencia, por parte del sujeto, de que el hecho o fenómeno explicado ha sido estructurado dentro del conjunto de creencias racionalmente justificadas que están presentes en la mente del sujeto (Ponce, 1987, p. 20).

Un aspecto muy importante de la explicación científica es reducir los accidentes históricos a un mínimo y buscar que esta explicación esté apoyada en los principios que definen la organización de los sistemas naturales. Sin embargo, como ya fue mencionado, desde el establecimiento del darwinismo como paradigma central de la biología, las explicaciones históricas constituyen el sustento del concepto de explicación en la biología.

La razón de lo anterior deriva de una suposición de Darwin muy aceptada hoy en día: los organismos vivos sufren pequeños cambios hereditarios en forma continua y al azar, y existe una selección natural de las variantes que resultan mejor adaptadas a las condiciones del medio. Esto implica que el cambio evolutivo depende de la variación continua entre los individuos de las diferentes especies. Pero detrás de esta suposición, por demás razonable y apoyada por la evidencia, existe otra, muy difundida por los neodarwinistas, cuya naturaleza es bastante cuestionable, según la cual, dichas variaciones son tales que prácticamente pueden

dar como resultado cualquier cosa (Denton, 1988, pp. 46-49). Esto sugiere que los organismos pueden tomar cualquier forma, tener cualquier color, consumir cualquier tipo de alimento, sujetos tan sólo a condiciones limitantes demasiado amplias, que se basan en los principios generales de la física y la química. Esta suposición implica que si los organismos pueden adquirir cualquier forma o característica, siempre y cuando resulten adaptados al medio circundante, entonces no existen leyes ni principios de organización propios de la biología y, por lo tanto, no podemos aspirar a describir y predecir aquello que es posible y, por otra parte, tampoco establecer aquello que no es posible en el ámbito de la biología. Así, la biología deviene en un apéndice de los accidentes históricos que determinan las características del medio ambiente en el curso del tiempo. La biología se transforma en un conjunto de narraciones históricas, por ejemplo; cuál especie proviene de cuáles ancestros y bajo qué tipo de circunstancias históricas. En este contexto, la única necesidad se restringe a la supervivencia. Entonces a diferencia de otras ciencias, en las cuales los principios básicos de organización nos permiten comprender las estructuras propias del ámbito fisicoquímico en términos de regularidades, la biología se vuelve ininteligible en términos de leyes: la única ley es la de la supervivencia, y la selección natural deviene en el único principio explicativo de la evolución biológica.

Es un hecho que la biología neodarwinista no contiene principios que permitan explicar por qué apareció una estructura como la extremidad de los tetrápodos, tan consistente en sus características básicas. Para el neodarwinismo dicha estructura apareció simplemente por accidente en cierto ancestro común a los tetrápodos modernos. Esto equivale a reducir la biología a una ciencia con grandes limitaciones explicativas y representa un retroceso con respecto a la posición de los morfólogos racionalistas de los siglos XVIII y XIX, como Richard Owen, Geoffroy Saint-Hillaire, Cuvier, y el propio Goethe.

Por otra parte, la genética moderna, enriquecida por la biología molecular, proporciona una explicación lúcida y adecuada del vasto número de características que distinguen a los diferentes miembros de una especie, con respecto a otros miembros de la misma especie. Dichas variaciones son la base del proceso de especiación que consiste en la diversificación de un tipo o plan morfológico (ideomorfón) pero a nivel superficial, ya que este proceso no da origen a nuevos órganos o estructuras —fenómeno propio de la llamada macroevolución—. Por lo tanto, la genética no puede explicar el origen de la forma global característica de cada especie.

Sin embargo, cabe preguntarse si las explicaciones basadas en el azar histórico son verdaderamente consustanciales a la biología y, por lo tanto, esta disciplina debe conformarse con tener un carácter meramente

descriptivo y renunciar a establecer principios racionales que puedan alcanzar el *status* de leyes naturales, como aquellas que sustentan a la física y a la química. Sin embargo, una exploración de los tratados biológicos de Aristóteles, fundador y, según el propio Darwin, el más notable practicante de la biología (Mazzeo, 1968, p. 7), sugiere que desde sus orígenes la biología intentado establecer principios generales basados en la observación y la razón y, por lo tanto, las explicaciones basadas en el azar no son consustanciales a la biología.

LOS TRATADOS DE BIOLOGÍA EN EL *CORPUS ARISTOTELICUM*

A pesar de que el término “biología” aparece como tal hasta 1802, en la *Hydrogeologia* de Lamarck, y de que no tiene equivalente en el vocabulario de Aristóteles, es un hecho que el conjunto de las obras de Aristóteles, *corpus aristotelicum*, contiene una gran cantidad de observaciones y reflexiones teóricas relativas a lo que hoy en día conocemos como zoología, anatomía comparada, fisiología, botánica y ecología, disciplinas que conforman el ámbito de la biología. Para Aristóteles, el estudio de los seres vivos era una parte muy importante del estudio de la naturaleza, comprendido bajo los términos de física o de historia natural. Una inspección del *corpus aristotelicum*, en la edición clásica de Beeker (1960), permite establecer que de un total de 1 462 páginas, 426 están dedicadas a temas biológicos. Esto indica que otros temas aristotélicos más conocidos y estudiados en la actualidad, como la metafísica, la ética, la política y la lógica, ocuparon en mucho menor proporción el tiempo y la actividad intelectual del gran Estagirita (conocido así por haber nacido en Estagira, Macedonia, en el año 384 a. c.). Los tres grandes tratados de la biología aristotélica son *Historia animalium* (Historia de los animales), escrito entre 347 y 342 a. c. (en adelante *Historia*); *De partibus animalium* (Sobre las partes de los animales), compuesto alrededor del 330 a. c. (en adelante *De partibus*), y *De generatione animalium* (Sobre la generación de los animales), escrito entre 330 y 322 a. c. (en adelante *De generatione*). Además forman parte del *corpus* otros textos y opúsculos menores también relativos a la biología: *De motu animalium*; *De incessu animalium*; los *Parva naturalia* y ciertos fragmentos del tratado *De anima* (Sobre el alma). Sin embargo, para los propósitos de este trabajo, basta considerar ciertos aspectos de las tres obras principales.

LA IDEA DE NATURALEZA EN ARISTÓTELES

Antes de proceder a discutir el papel de las leyes y causas en la biología de Aristóteles, es necesario abrir un pequeño paréntesis para introducirnos a la idea de naturaleza en este pensador. El concepto aristotélico más importante con respecto a la naturaleza es el de fin o propósito (*telos*). Aristóteles aplica este concepto tanto a los objetos animados como inanimados y también presupone que todo cuerpo tiene una naturaleza o esencia específica (*physis/ousia*) que gobierna su comportamiento y lo impulsa a buscar cierto lugar o condición. Así, los objetos terrestres se mueven hacia la superficie de la tierra mientras que el fuego se eleva hacia las alturas. Aristóteles concibe al movimiento como la manera por la cual una esencia determinada puede realizar su propósito inherente. Mientras tal propósito se encuentra sin realizar, se considera que se encuentra en "potencia" (*dynamis*), y cuando éste se realiza, se considera que se encuentra en "acto" (*energía* o *entelequia*), de manera que el movimiento consiste en la reducción de una condición potencial a una condición actual (Düring, 1990, pp. 952-956). Por supuesto, tales conceptos distan mucho de los de la física newtoniana, según la cual, las leyes del movimiento son iguales para todos los tipos de materia.

Por otra parte, la física moderna considera que existe cierto número de partículas elementales y que todo el universo observable es consecuencia de las posiciones y movimientos de estas partículas. Sin embargo, Aristóteles pensaba que no es posible explicar todos los cambios en función de movimientos espaciales: las diferencias cualitativas entre las sustancias eran una realidad y los cambios de tipo cualitativo eran irreducibles a simples variaciones en la localización y movimiento de partículas elementales. Por esta razón, Aristóteles rechazó la teoría atómica propuesta por Demócrito. Aristóteles subsume los cambios cualitativos bajo sus principios generales de potencia y acto. Así, postula la existencia de una materia prima (*proto-hyle*), que consiste en un sustrato general con potencial para transformarse en sustancia cuando recibe una forma específica (*morphe* o *eidos*). Dicha forma constituye la característica esencial de la sustancia haciéndola ser lo que es, o dicho en términos aristotélicos, la forma corresponde al alma de una cosa. Por lo tanto, todos los cuerpos están constituidos (conceptualmente) por forma y materia, aunque ambos términos representan abstracciones, ya que sólo el cuerpo u objeto tiene verdadera existencia. La materia y la forma están relacionadas entre sí como potencia y acto; la materia tiene el potencial de convertirse en el receptor de una forma. Entonces, resulta obvio que la materia en términos aristotélicos es algo muy diferente al

concepto de materia moderno. Por ejemplo, desde el punto de vista aristotélico, la cabeza de una escultura tiene la figura pero no la forma de una cabeza, ya que no puede realizar las funciones y propósitos de una verdadera cabeza. Según Aristóteles, un cadáver es algo que ha perdido el alma y, por lo tanto, la forma de un cuerpo vivo, lo que implica que carece de esencia (*Meteorologica* IV, 12, 390a 5-23).¹

LOS PRINCIPIOS Y CAUSAS EN LA BIOLOGÍA ARISTOTÉLICA

Según Aristóteles, para poder expresar lo que es explicar, debemos tomar en cuenta las siguientes preguntas: "qué es la cosa" y "por qué es la cosa", pues ambas preguntas exigen una explicación y no pueden responderse más que con cierto raciocinio. Tanto la pregunta del qué como la del porqué solicitan razones, y la explicación se muestra, así, como la explicación de un fundamento o razón de ser, como una razón (*logos*). Sea en la forma de clasificación o en la de argumentación, la explicación es un *logos*. Dicho *logos*, que es la explicación, consiste en fundamentar, en relacionar una noción definible con otra noción más fundamental o definitoria, o bien relacionar una aseveración con otra que la funda, la prueba, la demuestra. A partir de estas explicaciones se organizan nuestras creencias.

Para Aristóteles, la ciencia es un saber por las causas. La noción de causa se determina a partir de la noción de principio. Toda causa es principio, pero no todo principio es causa. Así, la causa es el principio de las cosas. Principio es todo aquello de lo que toma inicio algo, y causa es todo aquello de lo que algo toma inicio en cuanto al movimiento o en cuanto al ser. Las causas, en el orden ontológico, son principios del ser; en el orden lógico son principios del conocer. Como los principios demostrativos son los que rigen el proceso de la ciencia y surgen por abstracción a partir de las causas, la ciencia es conocimiento causal. La causa da razón del efecto, fenómeno o cosa y, dado su carácter de razón, la causa es principio de universalidad (conceptualización) y principio de argumentación (demostración). Debido a que la causa da razón, es el núcleo de la explicación.

Como ya fue mencionado en el capítulo v, para Aristóteles, las cuatro causas: material, eficiente, formal y final, intervienen en la formación y

¹ El sistema para citar las obras de Aristóteles se basa en la edición del texto griego de sus obras completas, hecha por Immanuel Bekker y publicada por primera vez entre 1831 y 1836. Esta edición está considerada como la referencia estándar de los textos aristotélicos. Así, *De partibus* III, 4, 666b 8-9; quiere decir: *De partibus animalium* libro III, capítulo 4, página 666 (Ed. Bekker), columna b, líneas 8-9.

el devenir de los fenómenos naturales, que incluyen a los seres vivos. Para el Estagirita, la causa final es sin duda la principal, por ser la causa de la causalidad de las demás (hace que las demás causen, por ordenarse a un fin). Sin embargo, Aristóteles asigna el papel preponderante en la explicación a la causa formal porque la final es extrínseca y la formal intrínseca. La causa formal es la que unifica a las demás causas. Todas las perspectivas causales de conocimiento y explicación tienen como objeto revelar la inteligibilidad de la causa formal, de la forma. Para Aristóteles, la ciencia procede por clasificación y por argumentación, y en todos estos procesos cognitivos el elemento fundamental es la forma. La parte que lleva la carga de inteligibilidad es la forma, y la que limita la cognoscibilidad es la materia. Por eso lo verdaderamente universal es lo que se conceptualiza mediante la abstracción. Y lo propiamente inteligible y “universalizable” —conceptualizable— es la forma; lo que podemos conocer de la materia siempre será posible por virtud de la forma y por relación con ella. Así, la causa formal o forma es, justamente, el principio de inteligibilidad y también principio de universalidad.

Pero con frecuencia, el Estagirita sugiere que las causas se agrupan y actúan de dos en dos (*De generatione*, I,1,715a 5-10). La causa final y la causa formal pueden a veces ser consideradas como una sola y misma causa, mientras que las causas material y eficiente pueden ser también consideradas como entidades muy próximas entre sí.

Debemos notar que en el libro I de *De partibus* —en el cual Aristóteles describe su método general para el estudio de los fenómenos biológicos— no existe mención alguna del concepto de ley natural. En aquel tiempo el término ley sólo era aplicado a situaciones políticas y morales. Sin embargo, la descripción aristotélica de los fenómenos naturales indica una clara noción de que existen relaciones de tipo regular y constante entre los fenómenos. Aristóteles enuncia reglas y principios que corresponden a lo que hoy llamaríamos leyes científicas, salvo por una diferencia importante, no propone que dichos principios sean inexorablemente universales, sino que corresponden a la constatación de aquello que ocurre con mayor frecuencia; de aquello que sucede por lo general.

El principio más importante que sustenta la totalidad de la biología aristotélica nunca es mencionado de forma explícita por el Estagirita; sin embargo, está implícito en todos los tratados biológicos que siguen a la *Historia animalium*: todos los fenómenos vitales obedecen a causas naturales. Es un hecho que Aristóteles jamás recurrió a explicaciones sobrenaturales para dar cuenta de los fenómenos biológicos.² Incluso cuan-

² Debemos notar que en este respecto, Aristóteles fue precedido por Anaxágoras, quien ya había eliminado la participación de cualquier elemento divino en su concepción del mundo.

do describe algún monstruo o anomalía biológica, nunca recurre a explicarlo por la acción de una divinidad maligna o de un maleficio, sino como consecuencia de la interacción de causas naturales. Dichas causas son de naturaleza múltiple y, al igual que Platón, duda que los fenómenos naturales se deban a razones exclusivamente mecánicas. En el primer capítulo de *De generatione*, Aristóteles interpreta la producción de fenómenos naturales desde el modelo de la creación artística y, por lo tanto, aplica las cuatro formas o tipos de causas antes mencionadas.

Es un hecho que para el Estagirita la causa final es la que tiene mayor poder explicativo en el ámbito biológico, aunque esto no implica que niegue la importancia de la causa material, pues algunas diferencias que distinguen a los individuos de una misma especie, como el color de los ojos, de la piel o el sonido de la voz, e incluso ciertas monstruosidades, son explicadas en función de causas materiales, ya que tales diferencias no sirven a un fin específico.

Aristóteles tampoco niega la importancia de la necesidad originada en la materia. De hecho, en *De generatione*, menciona y examina continuamente el papel de la necesidad en los fenómenos biológicos. Por ejemplo, rechaza la noción democriteana de que el embrión es modelado mecánicamente por los movimientos del útero y la respiración de la madre, pero también atribuye un papel muy importante a la necesidad manifestada en las condiciones de calor y humedad durante la formación de los órganos del feto. Sin embargo, es un hecho que las causas aristotélicas no intervienen al azar. Tanto la fantasía como el desorden están totalmente excluidos de la naturaleza aristotélica. Según el Estagirita, las mismas causas producen por lo general los mismos efectos, pues nota la presencia de ciertas constantes a partir de las cuales infiere reglas generales. Por ejemplo, propone que los animales con mayor número de dientes viven por lo general más tiempo que aquellos con un número reducido de dientes. También propone que los animales que producen menos bilis hepática viven más que aquellos que producen cantidades mayores. Por supuesto que tales afirmaciones resultan incorrectas; sin embargo, reflejan la voluntad de encontrar y establecer principios generales que correlacionen diversos fenómenos biológicos.

Así, Aristóteles propone que la sensibilidad y el carácter de los animales depende de las cualidades de su sangre: entre menos densa la sangre, el animal es más inteligente y vivaz; los animales sin sangre roja son por lo general más temerosos que los animales propiamente sanguíneos (*De partibus* II, 4, 650b 30-32). Los animales con un corazón muy grande son por lo general muy tímidos, mientras que aquellos con un corazón compacto son más audaces (*De partibus*, III, 4, 667a 15).

A partir de sus estudios de anatomía comparada, Aristóteles propone

algunos principios: la epiglotis sólo está presente en animales vivíparos que poseen pulmones (los mamíferos). Los animales sanguíneos se mueven siempre sobre cuatro puntos de apoyo como máximo, por lo tanto, todo animal que se mueve sobre más de cuatro puntos de apoyo no debe ser sanguíneo. Con base en la regla anterior, Aristóteles explica el hecho de que los pájaros son bípedos y sanguíneos, ya que poseen dos alas y si tuvieran cuatro patas presentarían más de cuatro puntos de apoyo lo cual es imposible para un animal sanguíneo. Otra regla del movimiento animal propone que todos los animales con patas o pies los poseen en número par. En cuanto al movimiento de los cuadrúpedos, el Estagirita establece con toda claridad que estos animales se desplazan con sus patas en diagonal: el movimiento de la pata delantera derecha es seguido por el de la trasera izquierda; el de la pata delantera izquierda es siempre seguido por el de la trasera derecha, etcétera.

Algunos principios generales formulados por Aristóteles se refieren al conjunto de los animales: todos los animales están constituidos a partir de las mismas sustancias elementales: tierra, aire, fuego y agua. Y todos y cada uno habitan en uno de estos elementos o en un medio donde predomina uno de éstos, por ejemplo, los pájaros en el aire, los peces en el agua. Otro principio muy importante es que todos los animales deben alimentarse para poder crecer y desarrollarse, ningún animal escapa a esta regla, incluso aquéllos de una vida efímera. Un principio aristotélico que permanece en la fisiología moderna es el siguiente: cuando en un ser vivo el mínimo principio sufre un cambio súbito, es una regla general que, a consecuencia de este cambio, resultan modificados toda una variedad de detalles que dependen de aquel principio (*De generatione* I, 2, 716b 3-5). Aristóteles ejemplifica lo anterior con el caso de los animales castrados, en los cuales la eliminación de órganos pequeños, como los genitales, acarrea una profunda transformación en la conducta y fisiología del animal. Según el Estagirita, en el caso del embrión, el simple cambio en la magnitud de un cierto "principio" es suficiente para determinar el sexo del animal: "Los cambios pequeños tienen grandes efectos, pero no por ellos mismos, sino cuando ocurre que inducen al mismo tiempo el cambio de un principio. Porque los principios pueden ser mínimos en términos materiales pero muy grandes en términos de potencia." (*De generatione*, V, 7, 788a 11-14.) También las diferencias entre las grandes familias de animales son explicadas en función de la regla anterior, por ejemplo, "[...] y de esta manera ocurre que hay animales terrestres y animales acuáticos, y esto es consecuencia de cambios ocurridos en las partes más pequeñas de sus cuerpos." (*Historia*, VIII, 2, 590a 6-10.)

En el primer libro de *De partibus*, Aristóteles establece una correlación entre los cuerpos celestes no engendrados e incorruptibles y los se-

res percederos, sujetos a la generación y a la corrupción (muerte y degradación), y establece que ambos tipos de seres son dignos de admiración porque en todas las obras de la naturaleza existe el hálito de la belleza. En el caso de los animales, su belleza radica en la subordinación de las partes a un todo como medio para lograr un fin o propósito (*telos*). En el caso de los astros, sus movimientos regulares son manifestación de un orden que causa admiración en los sabios. Para Aristóteles, los mecanismos de las funciones vitales son tan notables como las regularidades de los astros y ambos fenómenos dan testimonio de la existencia de un propósito en la naturaleza (*De partibus*, I, 5, 644b 21 y *passim*).

Según el Estagirita, la contemplación del universo permite concluir que la naturaleza nunca hace nada en vano; dicho principio también se aplica a la estructura y a la vida de los animales, y se encuentra en la base de la explicación de las formas que son propias de cada una de las especies animales, pues para Aristóteles, dichas formas corresponden a "gestos" de la naturaleza. En la cosmología y biología aristotélicas, la naturaleza siempre sabe lo que quiere y da pruebas de su ingenio, además de que nunca pierde de vista el fin que persigue. Nunca actúa a la ligera, por ejemplo: que los peces carezcan de párpados no es un hecho al azar, sino consecuencia de que tales estructuras son completamente inútiles para los peces, ya que los párpados están destinados a proteger los ojos contra el polvo y las impurezas que flotan en el aire, mientras que el medio acuático presenta menores riesgos a los ojos, por lo tanto, los párpados son innecesarios en los peces (*De partibus*, II, 13, 658a 7-10).

La naturaleza tampoco actúa en forma prematura o en forma tardía, por ejemplo, el momento de la apertura de los párpados en los animales recién nacidos varía de acuerdo con cada especie, pero en todos los casos ocurre en el momento preciso y necesario. Según Aristóteles, el instante en que se abren los párpados, coincide con el momento en que se tornan aptos para levantarse. Esto ocurre al cabo de cierto tiempo, debido al largo periodo de cocción que requiere el cerebro para que se terminen de formar los ojos de los animales. Los párpados son los últimos en ser acabados, porque se requiere un movimiento muy potente para poner en marcha estas partes que se encuentran tan distantes del corazón y que además son susceptibles de enfriarse. (*De generatione*, II, 6, 744a 5-37; 744b 1-10.)

EL PRINCIPIO DE EQUILIBRIO Y EL PRINCIPIO DE ECONOMÍA

La conformación general de los animales es motivo de importantes reflexiones por parte de Aristóteles, quien anota cómo la mayor parte de

los animales presentan partes simétricas con respecto a un plano que los corta por en medio a lo largo del eje cefalocaudal. Así, prácticamente todo cuerpo animal presenta una mitad derecha y una mitad izquierda, y casi todos los órganos se encuentran en pares. Dicha simetría representa un factor de equilibrio y de belleza. Para explicar la morfología de los animales, Aristóteles recurre a dos principios o reglas fundamentales. El primero es el principio de equilibrio que se funda tanto en la observación directa de los animales como también en la razón pura. Según este principio “toda cosa tiene necesidad de un contrapeso para lograr el equilibrio y el justo medio” (*De Partibus*, II, 7, 652b 16-18). O sea que la naturaleza siempre se las arregla para compensar el exceso de algo mediante la yuxtaposición de su contrario.³

La regla o principio del equilibrio permite a Aristóteles explicar y justificar el lugar que ocupan ciertos órganos y el papel que tienen los mismos en la fisiología de los animales. Por ejemplo, el Estagirita no pudo comprender del todo la función del cerebro; sin embargo, partiendo de la idea de que la naturaleza no actúa en vano y de la noción de equilibrio, propone que el cerebro es un contrapeso del corazón, ya que este último es caliente y, por lo tanto, el cuerpo necesita una estructura capaz de atenuar el calor generado por el corazón; así, el cerebro se comporta como estructura refrigerante (*De partibus*, II, 7, 652b 20-26). Por otra parte, si la punta del corazón humano se encuentra ligeramente desplazada hacia la izquierda, no es consecuencia del azar, sino de la necesidad de compensar la pérdida de calor de la mitad izquierda del cuerpo que, en el hombre, según Aristóteles, se enfría con mayor facilidad que en otros animales (*De partibus*, III, 4, 666b 8-11). Por otra parte, el bazo ocupa su lugar en el cuadrante superior abdominal izquierdo con el fin de hacer contrapeso al hígado ubicado en el cuadrante superior abdominal derecho.

En la biología de Aristóteles, el desarrollo excepcional de una función o de un órgano siempre ocurre a expensas de otro órgano o de otra función. Ésta es una de las reglas más importantes. Por ejemplo, el desarrollo de cuernos sobre la frente de diversos mamíferos guarda una relación directa con la falta de dientes incisivos en la mandíbula superior. Esto se debe a que la naturaleza dispone de una cantidad limitada de materia, por lo tanto, debe reducir las dimensiones de una parte si

³ Esta noción de equilibrio es central en el pensamiento griego. El propio Heráclito concibe los sucesos de la naturaleza como un flujo y reflujo perpetuos que se suceden y se compensan mutuamente. Según este filósofo, ningún objeto particular puede romper por exceso o por deficiencia la justa proporción que le ha sido asignada en la constitución del universo: “Todas las cosas se transforman en fuego y el fuego se transforma en todas las cosas, al igual que las mercancías son intercambiadas por oro y el oro por las mercancías” (Diels, Fragmento 90).

desea provocar el desarrollo en exceso de otra parte. Así, los elementos nutritivos, que harían crecer los dientes, son canalizados para el crecimiento de los cuernos (*De partibus*, III, 2, 663a 28-35). Es por esta misma razón que un animal no posee astas y cuernos al mismo tiempo, y aquellos que poseen colmillos aserrados no poseen ni astas ni cuernos, ya que su potente dentadura basta para protegerlos, puesto que la naturaleza no tiene el hábito de producir cosas inútiles ni superfluas (*Historia*, II, 1, 501a 19-20).

Para el Estagirita es evidente que, en el caso de las aves, el desarrollo de las patas sólo puede ocurrir en detrimento de la fuerza de las alas y de la aptitud para volar. Así, las aves zancudas poseen patas sólidas pero alas frágiles, y han reducido el tamaño de sus plumas en la región caudal; esto se debe a que la materia necesaria para incrementar la longitud de las patas se obtiene a expensas de la necesaria para formar las plumas. Por lo tanto, a falta de plumas largas en la cola, las aves zancudas utilizan sus largas patas como timones durante el vuelo. En el caso de los invertebrados, como los crustáceos, la falta de tenazas en los camarones se explica en razón de que poseen un mayor número de patas que sus parientes las langostas. En los moluscos, si las sepias tienen un peplo grande, los pulpos lo tienen pequeño porque presentan tentáculos largos, mientras que las sepias poseen tentáculos cortos. Los pulpos utilizan sus tentáculos tanto para la marcha como para el nado, mientras que las sepias se sirven de su peplo para flotar y desplazarse (*De partibus*, IV, 9, 685a 20-30).

El principio del equilibrio también permite explicar el funcionamiento de los organismos. Así, para Aristóteles no es por azar que la menstruación se suspenda durante el embarazo y la lactancia, puesto que el nutrimento necesario para el crecimiento del embrión es equivalente a la leche que también es semejante a la materia que constituye la menstruación:

[...] durante la lactancia no ocurre la menstruación, si la naturaleza sigue su curso normal, y tampoco hay concepción; ya que si hay menstruación la leche se agota porque su materia es semejante a la de la menstruación. La naturaleza no puede prodigar sus esfuerzos en dos direcciones a la vez: si hay secreción en una parte, es necesario que ésta se suspenda en otra parte, cuando menos bajo condiciones normales. (*De generatione*, IV, 8, 777a 12-18.)

Aristóteles también observa una importante correlación entre el volumen de una especie y el volumen de sus productos. Así, entre más pequeños son los animales, más abundante es su progenie. Incluso en el ámbito vegetal, el Estagirita observa que, por lo general, las plantas más pequeñas poseen la mayor cantidad de semillas.

Toda la evidencia apunta a que la famosa proposición de Georges Cuvier: "todo organismo forma un conjunto, un sistema único, individual y cerrado, en el cual las partes se corresponden mutuamente y concurren en la misma acción por una reacción recíproca" (Cuvier, 1985), enunciada a principios del siglo XIX, está sustentada en el principio de equilibrio de la biología aristotélica.

El segundo principio central de la biología aristotélica, el principio de economía, establece que la naturaleza para obtener un resultado específico siempre utiliza la menor cantidad de materia suficiente para tal propósito. Por lo tanto, los huesos de los vertebrados no son completamente sólidos, sino más bien tubos espesos. La gran longitud del intestino se justifica porque permite una asimilación más lenta y completa de los alimentos, lo cual evita el desperdicio de materia. La posición de la boca en los tiburones, se justifica en razón de que así se les impide tragar demasiado alimento en una sola bocanada. Por otra parte, para Aristóteles es obvio que la naturaleza utiliza con frecuencia el mismo tipo de órgano para satisfacer funciones diversas; a pesar de que un pasaje de la *Política* (I, 2, 1252b 2) sugiere que es preferible que un mismo órgano no sirva para cubrir diversas funciones a la vez, mientras que en *De partibus* (III, 1, 662a 17-25) hace notar cómo la boca, cuya primera función es servir de entrada para el alimento, también sirve como órgano de defensa y participa en la emisión de la voz. Sin embargo, también destaca que la utilización de un mismo órgano para satisfacer funciones diversas no es una regla general, como lo demuestra la separación de la trompa y el aguijón en las abejas, mientras que en los dípteros, ambas partes y funciones están integradas en un solo órgano. Por lo tanto, la naturaleza no economiza a toda costa, sino que toda economía de órganos y funciones obedece a la necesidad de obtener un resultado favorable para cada especie animal en particular.

Este principio de economía se manifiesta también en el hecho de que, por lo general, la naturaleza dota de órganos específicos solamente a los animales capaces de servirse de los mismos: "pues no sería razonable darle una flauta a aquél incapaz de hacer música con la misma" (*De partibus*, IV, 10, 687a 13). Así, la naturaleza crea siempre el órgano compatible con la función, o sea, permite que dicha función sea realizada de la manera más eficaz y favorable. En un pasaje por demás notable de *De partibus* (IV, 10, 687a 6; 687b 5), Aristóteles difiere de Anaxágoras quien pensaba que el hombre era el más inteligente de los animales debido a que tiene manos. En cambio, el Estagirita propone que el hombre tiene manos porque es el más inteligente de los animales. O sea que el ser más inteligente es aquél capaz de utilizar en forma adecuada el mayor número de utensilios y herramientas. Entonces, dado que el hombre es

el animal más inteligente, capaz de adquirir y practicar diversas técnicas, la naturaleza ha puesto a su disposición el utensilio o herramienta más útil de todos: la mano.

En cuanto a la propuesta de los sofistas en el sentido de que el hombre es un ser inadecuado y mal constituido ya que está desnudo y carece de zapatos, Aristóteles responde que están en el error pues

[...] por lo general las otras especies sólo cuentan con un solo medio de defensa que no pueden cambiar por ningún otro. Así la mayor parte de los animales están obligados a guardar, por así decirlo, sus zapatos cuando duermen, y tampoco pueden desprenderse de su armadura ni cambiar el arma que les ha sido conferida. El hombre, por el contrario, posee numerosos medios de defensa, los cuales puede cambiar. Así, puede tener el arma que quiera cuando la quiera, puesto que la mano puede volverse garra, sierra o cuerno, o empuñar una lanza, una espada o cualquier otro utensilio o herramienta. La mano puede hacer todo eso, porque todo puede asir y sostener. (*De partibus*, IV, 10, 687b 1-6.)

CONCLUSIÓN

Hasta aquí nuestra breve exposición de los principios sobre los cuales se apoya Aristóteles para explicar los fenómenos vitales. Es indudable que muchas de las reglas de la biología aristotélica fueron sustentadas en observaciones erróneas o en generalizaciones prematuras, algunas veces casi absurdas a los ojos del científico moderno. Sin embargo, Aristóteles fue el primer pensador que estableció la necesidad de inducir reglas o principios a partir de la observación y no deducirlos exclusivamente a partir de principios filosóficos establecidos *a priori*. Para Aristóteles, la cuestión fundamental de la ciencia consiste en encontrar y establecer el porqué de los fenómenos. En este sentido, difiere, en forma notable, de la tendencia general de la ciencia contemporánea, más interesada en conocer cómo ocurren los fenómenos y privilegiar la capacidad de predecir el curso de los mismos sobre la capacidad de explicarlos con profundidad.

Sin embargo, la ciencia aristotélica aportó un principio que todavía sustenta la empresa de la ciencia moderna: las mismas causas deben de producir los mismos efectos. A partir de este principio, Aristóteles intentó encontrar explicaciones racionales para los fenómenos biológicos. La noción de explicación en términos aristotélicos está profundamente ligada a la necesidad de dotar de sentido a los fenómenos, de encontrar su significado. Esto corresponde a establecer la forma, fórmula, concepto o *logos* de tales fenómenos y establecer su *telos* o propósito. Esta actitud contrasta con la visión dominante en la biología contemporánea que ex-

plica todos los fenómenos vitales como eventos que obedecen al azar y la necesidad, en un universo esencialmente desprovisto de significado (Monod, 1970). Todo esto a pesar de que en el ámbito de la biología moderna, que va desde la ecología hasta la biología molecular, se recurre en forma continua a las explicaciones teleológicas, que son, por lo general, interpretadas como "una simple manera de hablar" y "justificadas" en función de que estamos condicionados a comunicarnos dentro de los límites del lenguaje. Sin embargo, no deja de ser una gran paradoja que los biólogos se vean en necesidad de recurrir al significado en su continuo intento por evadirlo.

BIBLIOGRAFÍA

EMBRIOLOGÍA, DESARROLLO Y DIFERENCIACIÓN

- Alberts, B., D. Bray, J. Lewis, M. Raff, K. Roberts y J. D. Watson (1994), *Molecular Biology of the Cell*, 3ª ed., Garland, Nueva York.
- Bard, J. (1990), *Morphogenesis*, Cambridge University Press.
- Brockes, J. (1991), "We may not have a morphogen", *Nature*, 350: 15.
- Browder, L. (ed.) (1986-1988), *Developmental Biology: a comprehensive synthesis*, 5 vols., Plenum Press, Londres.
- Carroll, S. B. (1995), "Homeotic genes and the evolution of arthropods and chordates", *Nature*, 376: 479-485.
- , S. D. Weatherbee, J. A. Langeland (1995), "Homeotic genes and the regulation and evolution of insect wing number", *Nature*, 375: 58-61.
- Condorcet, J. P. y P. Ingham (1995), "Patterning goes sonic", *Nature*, 375: 279-280.
- Darnell, J., H. Lodish, D. Baltimore (1990), *Molecular Cell Biology*, 2ª ed., Freeman, Nueva York.
- Davenport, R. (1979), *An Outline of Animal Development*, Addison-Wesley.
- Donehower, L. A., M. Harvey, B. L. Slagle, M. J. McArthur, C. A. Montgomery, S. J. Butel, y A. Bradley (1992), "Mice deficient for p53 are developmentally normal but susceptible to spontaneous tumors", *Nature*, 356: 215-221.
- Goldschmidt, R. (1982), *The Material Basis of Evolution*, Yale University Press, New Haven.
- Grassé, P. P. (1978), *Biologie moléculaire, mutagenese et évolution*, Masson, París.
- Hamburger, V. (1988), *The Heritage of Experimental Embryology*, Oxford University Press.
- Hamilton, W. J., J. D. Boyd, H. W. Mossman (1945), *Human Embryology*, Cambridge, Heffer.
- y H. W. Mossman (1972), Hamilton, Boyd and Mossman's *Human Embryology*, 4ª ed., Cambridge, Heffer.
- Kuerbitz, S. J., B. S. Plunkett, W. V. Walsh y M. B. Kastan (1992), "Wild-type p53 is a cell-cycle checkpoint determinant following irradiation", *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 89: 7491-7495.
- Lodish, H., D. Baltimore, A. Berk, S. L. Zipursky, P. Matsudara y J. Darnell (1995), *Molecular Cell Biology*, 3ª ed., Scientific American Books-Freeman, Nueva York.

- Matzuk, M. M., T. R. Kumar, A. Vassalli, J. R. Bickenbach, J. R. Roop, R. Jaenisch y A. Bradley, (1995), "Functional analysis of activins during mammalian development", *Nature*, 374: 354-356.
- Routtenberg, A. (1995), "Knockout mouse fault lines", *Nature*, 374: 314-315.
- Rostand, J. y A. Tetry (1972), *La vida*, Labor, Barcelona.
- Slack, J. M. W. (1991), *From egg to embryo*, 2ª ed., Cambridge University Press.
- (1995), "Growth factor lends a hand", *Nature*, 374: 217-218.
- Spemann, H. (1938), *Embryonic Development and Induction*, Yale University Press, New Haven.
- Tanabe, Y., H. Roelink y T. M. Jessell, (1995), "Induction of motor neurons by Sonic hedgehog is independent of floor plate differentiation", *Current Biology*, 5: 651-658.
- Warren, R. W., L. Nagy, J. Selegue, J. Gates y S. Carroll (1994), "Evolution of homeotic gene regulation and function in flies and butterflies", *Nature*, 372: 458-461.
- Wolpert, L. (1992), *The Triumph of the Embryo*, Oxford University Press.

HISTORIA DE LA EMBRIOLOGÍA

- Horder, T. J., J. A. Witkowski, C. C. Wylie (eds.) (1986), *A history of embryology*, Cambridge University Press.
- Needham, J. N. (1934), *A History of Embryology*, Cambridge University Press.

TEORÍAS MORFOLÓGICAS

- D'Arcy Thompson (1961), *On Growth and Form*, Cambridge University Press.
- Edwards, L. (1982), *The Field of Form*, Floris, Edimburgo.
- (1993), *The Vortex of Life*, Floris, Edimburgo.
- Falconer, K. (1990), *Fractal Geometry*, Wiley & Sons, Nueva York.
- Glansdorf, P. y Prigogine I. (1971), *Structure, stabilité et fluctuations*, Masson, París.
- Goodwin, B. C. (1972), *Temporal Organization in Cells*, 2ª ed., Academic Press, Nueva York.
- (1994), *How the Leopard Changed its Spots: the evolution of complexity*, Weidenfeld and Nicholson, Londres.

- Harrison, L. G. (1993), *Kinetic Theory of Living Pattern*, Cambridge University Press.
- Kauffman, S. A. (1993), *The Origins of Order*, Oxford University Press.
- Mandelbrot, B. (1983), *The Fractal Geometry of Nature*, Freeman, Nueva York.
- Meinhardt, H. (1982), *Models of Biological Pattern Formation*, Academic Press, Londres.
- Nicolis, G. e I. Prigogine (1977), *Self-Organization in Non-equilibrium systems*, Wiley & Sons, Nueva York.
- Rosen, R. (1985), *Anticipatory Systems*, Pergamon Press, Oxford.
- Ruelle, D. (1989), *Chaotic Evolution and Strange Attractors*, Cambridge University Press.
- (1992), *Chance and Chaos*, Penguin, Harmondsworth.
- Sheldrake, R. (1981), *A New Science of Life*, Blond and Briggs, Londres.
- Thom, R. (1980), *Modeles mathématiques de la morphogenèse*, 2ª ed., Bourgois, París.
- (1984), *Stabilité structurelle et morphogenèse*, 2ª ed., InterEditions, París.
- (1988), *Equisse d'une sémiophysique*, Inter Editions, París.
- Varela, F. J. (1989), *Autonomie et connaissance*, Seuil, París.
- Waddington, C. H. (ed.) (1968-1970), *Towards a theoretical biology*, 3 vols., Edinburgh University Press, Edimburgo.
- Yates, F. E. (ed.) (1987), *Self-organizing systems; the emergence of order*, Plenum Press, Nueva York.
- Zeeman, C. (1980), *Catastrophe Theory - Selected Papers, 1972-1977*, Addison-Wesley, Reading.

CIENCIAS DE LA COMPLEJIDAD

- Atlán, H. (1992), *L'organisation biologique et la théorie de l'information*, 2ª ed., Hermann, París.
- Bertalanffy, L. (1976), *Teoría general de los sistemas*, FCE, México.
- Bohm, D. (1980), *Wholeness and the Implicate Order*, RKP, Londres.
- Casti, J. L. (1992), *Searching for Certainty*, Scribners, Londres.
- Curie, Pierre (1894), "Sur la symétrie des grandeurs physiques", *Journal de Physique* 3: 407.
- Goodwin, B. C. (1994), *How the Leopard Changed its Spots: the evolution of complexity*, Weidenfeld & Nicholson, Londres.
- Koestler, A. y J. R. Smithies, (eds.) (1969), *Beyond Reductionism*, Hutchinson, Londres.
- Kuppers, B. O. (1990), *Information and the origin of Life*, MIT Press, Boston.

- Patte, H. (ed.) (1971), *Hierarchy Theory*, George Braziller, Nueva York.
- Prigogine, I. e I. Stengers (1986), *La Nouvelle alliance*, 2ª ed., Gallimard, París.
- Rosen, R. (1991), *Life Itself: a comprehensive inquiry into the nature, origin and fabrication of life*, Columbia University Press, Nueva York.
- Stein, D. (1989), *Lectures in the Sciences of Complexity*, Addison-Wesley, Redwood City.
- Whyte, L. L. (1949), *The Unitary Principle in Physics and Biology*, Cresset Press, Londres.
- Zurek, W. H. (ed.) (1990), *Complexity, entropy and the physics of information*, Addison-Wesley, Redwood City.

HISTORIA Y FILOSOFÍA DE LA CIENCIA

- Aquino, Tomás de (1991), *Summa Theologiae; a concise translation*, edición de T. Mc Dermott, Methuen, Londres.
- Aristóteles (1937), *Parts of Animals*, texto griego y traducción de A. L. Peck, Loeb Classical Library, Heinemann, Londres.
- (1953), *Generation of Animals*, texto griego y traducción de A. L. Peck, Loeb Classical Library, Heinemann, Londres.
- (1960), *Aristotelis opera omnia*, editada por I. Beeker de la Academia Regia Borussica, 2ª reimpresión, Walter de Gruyter, Berlín.
- (1984), *The Collected Works of Aristotle, The Revised Oxford Edition*, Princeton University Press, Nueva Jersey.
- Beuchot, M. (1985), *Ensayos Marginales sobre Aristóteles*, UNAM, México.
- Bell, J. S. (1987), *Speakable and unspeakable in quantum mechanics*, Cambridge University Press.
- Bergson, H. (1970), *L'evolution creatrice*, PUF, París.
- Bernstein, J. (1991), *Quantum Profiles*, Princeton University Press, New Jersey.
- Brady, R. A. (ed.) (1986), *Goethe and the Sciences*, Boston Studies in the Philosophy of Science, Reidel.
- Canguilhem, G. (1965), *La Connaissance de la vie*, Vrin, París.
- Crick, F. (1988), *What mad pursuit*, Basic Books, Nueva York.
- Cuvier, G. (1985), *Discours sur les révolutions de la surface du globe*, Bourgois, París.
- Darwin, Ch. (1968), *The origin of species*, editado por J. W. Birrow, Penguin, Harmondsworth.
- Dawkins, R. (1988), *The Blind Watchmaker*, Penguin, Harmondsworth.
- Denton, M. (1988), *Evolution, une théorie en crise*, Flammarion, París.

- Diels, H. (1951), *Die fragmente der Vorsokratiker*, 6ª ed., completada por W. Kranz, Berlín.
- Düring, I. (1990), *Aristóteles*, traducción de B. Navarro, 2ª ed., UNAM, México.
- Edelman, G. M. (1992), *Bright air, brilliant fires; on the nature of the mind*, Basic Books, Nueva York.
- Glison, E. (1971), *D'Aristote a Darwin et retour*, Vrin, París.
- Heisenberg, W. (1990), *La partie et le tout*, Flammarion, París.
- Hempel, C. S. (1965), *Aspects of scientific explanation and other essays in the philosophy of science*, Free Press, Nueva York.
- Huxley, J. S. (1942), *Evolution: The modern synthesis*, Allen & Unwin, Londres.
- Jacob, F. (1970), *La logique du vivant: une histoire de l'hérédité*, Gallimard, París.
- Kim, J. (1964), "Inference, explanation and prediction", *Journal of philosophy*, 61: 360-368.
- Knight, P. (1981), *The Ordering of The World*, Burnett Books, Londres.
- Louis, P. (1975), *La découverte de la vie; Aristote*, Hermann, París.
- Mayr, E. (1988), *Towards a new philosophy of biology*, Harvard University Press, Cambridge.
- Mazzeo, J. A. (1968), *The Design of Life*, MacDonald, Londres.
- Newton, I. (1785), "Carta a Bentley 25, II, 1692", en *Opera*, edición Horsley, Londres.
- Monod, J. (1970), *Le Hasard et la nécessité*, Seuil, París.
- Ponce, M. (1987), *La Explicación Teleológica*, UNAM, México.
- Simpson, T. K. (1992), "Science as Mystery: a speculative reading of Newton's *Principia*", en *The Great Ideas Today*, pp. 96-169, Encyclopaedia Britannica, Chicago.
- Taton, R. (coordinador) (1981) *Histoire générale des sciences*, 2ª ed., PUF, París.
- Thom, R. (1983), *Paraboles et catastrophes*, Flammarion, París.
- (1990), *Apologie du logos*, Hachette, París.
- (1991), *Prédire n'est pas expliquer*, Eshel, París.
- Whittaker, E. (1946), *Space and Spirit*, Thomas Nelson & Sons, Londres.
- Whitehead, A. N. (1985), *Science and the Modern World*, Free Association Books, Londres.
- (1992), *Process and Reality*, Princeton University Press, New Jersey.

ÍNDICE

<i>A manera de Prólogo</i>	7
I. Desarrollo y diferenciación	11
Desarrollo y diferenciación; la situación actual	11
Fertilización y segmentación	12
La división del embrión en capas germinales, 14; La especificación de los patrones de órganos y tejidos, 15	
Crecimiento y desarrollo	17
Organización y control del desarrollo, 18; Expresión de genes y diferenciación, 19	
Determinación y diferenciación	22
Estudios moleculares del desarrollo en <i>Drosophila</i> , 23	
La información posicional	27
Estudio de linajes celulares	30
El problema fundamental del desarrollo	33
II. Embriología e historia	35
Introducción a la historia de la embriología	35
La era de Aristóteles, 39; La época de Galeno, 42	
Teología y embriología	43
La embriología durante el Renacimiento	45
El surgimiento de la embriología científica	46
Embriología y Romanticismo.	52
III. La embriología moderna	55
Evolución y genética	55
Inicio y desarrollo de la embriología experimental	59
El impacto de la genética sobre la embriología.	67
IV. En busca de la forma biológica	79
V. Causalidad y complejidad	95
La causalidad según Aristóteles	95
Causalidad y complejidad	97
Causalidad unidireccional.	99
Significado general del principio unitario.	102
Breve historia del principio unitario.	105

VI. <i>La autonomía de la forma</i>	109
Las teorías morfológicas contemporáneas	109
La teoría de catástrofes	111
La teoría del caos	114
Hermenéutica de los fenómenos naturales, 119	
Los problemas del reduccionismo científico	122
La autonomía de la forma	124
Estructuralismo geométrico	127
Morfolología y ontología	129
VII. <i>El retorno de Aristóteles</i>	130
Holismo y morfolología	130
El Neovitalismo estructural, 132	
Ciencia y filosofía	134
El divorcio entre la ontología y la ciencia	136
El retorno de Aristóteles	140
Mecanicismo y organicismo, ¿enfoques opuestos o complementarios?	143
VIII. <i>Hacia una biología de relaciones</i>	148
La inconmensurabilidad epistemológica entre la física y la biología	148
Sistemas abiertos	148
Mecánica cuántica y biología	151
La biología de relaciones	152
<i>Apéndice: las causas y los principios en la biología de Aristóteles</i>	157
Los tratados de biología en el <i>corpus Aristotelicum</i>	159
La idea de naturaleza en Aristóteles	160
Los principios y causas en la biología aristotélica	161
El principio de equilibrio y el principio de economía	165
Conclusión	169
<i>Bibliografía</i>	171

Este libro se terminó de imprimir y encuadernar en los talleres de Impresora y Encuadernadora Progreso, S.A. (IEPSA), calzada de San Lorenzo 244, 09830 México, D.F., en el mes de abril de 1997.

Se tiraron 2000 ejemplares

Tipografía y formación:
Mauricio Vargas Díaz
y José Luis Acosta
 del Taller de Composición
 del Fondo de Cultura Económica

Corrección de *Héctor Veyna*,
Jorge Sánchez y Gándara y el autor

Gráficas y dibujos de *Guadalupe Villa*

Fotomecánica: *Formación Gráfica*

Cuidó la edición *Axel Retif*

Coordinación editorial:
María del Carmen Farías



Como nos expone el autor de *La complejidad y la forma*, los últimos descubrimientos científicos demuestran que la forma es esencial, sobre todo, en la biología y la geología: una de las manifestaciones más espectaculares de la naturaleza consiste en la existencia de objetos que presentan formas características.

El autor postula que la forma es fundamentalmente una noción *cualitativa*; no constituye una magnitud, a diferencia de la longitud, la velocidad, la masa o la temperatura. Por lo tanto, la forma, al no ser cuantificable, parece escapar al estudio científico riguroso, o por lo menos esto es lo que piensan aquellos que conciben a la ciencia exclusivamente en términos cuantitativos.

Nos dice Armando Aranda Anzaldo: "Esta obra nace de mi fascinación por las formas, y aspira a mostrar el boceto de un proceso morfológico: la crónica de una forma en formación; la forma de una nueva ciencia aún innombrada pero a punto de conseguirlo". No obstante la aparente novedad, advierte que en realidad se trata de un "reencuentro con el organismo, el propósito y el significado. Un retorno a Aristóteles, un reencuentro con el metafísico, el dialéctico, el físico, el biólogo, el político, el moralista...". Y tiene en mente el siguiente pasaje del filósofo peripatético:

"Así como el verdadero objeto de la arquitectura no es el ladrillo, el mortero o la madera, sino la casa; así el principal objeto de la filosofía natural no consiste en los elementos materiales, sino en la participación de éstos en la totalidad de la forma, sin la cual carecen de verdadera existencia"

(*De partibus animalium*, I. v. 645a 30-37).

Diseño de portada: Laura Esponda



9 789681 650957

FONDO DE CULTURA ECONÓMICA